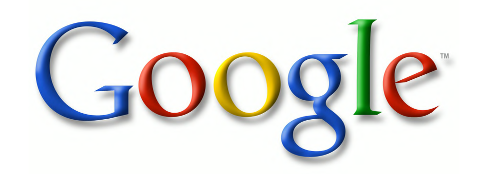




Bi
So 4
l



HARVARD
UNIVERSITY
LIBRARY




SIGILLVM ACADEMIAE HARVARDIANAE IN NOV ANG
CHRISTO ET ECCLESIAE
VE RI TAS



Die leitenden Gesichtspunkte

einer

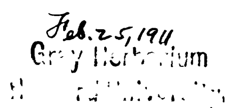
allgemeinen Pflanzengeographie

in kurzer Darstellung.

Von

H. Grafen zu Solms-Laubach.

Leipzig.
Verlag von Arthur Felix.
1905.



Vorwort.

Das Buch, welches ich hiermit der Öffentlichkeit übergebe, ist aus Collegvorträgen erwachsen, die ich hier in Straßburg im Laufe der letzten zwölf Jahre zwei Mal gehalten habe. Nicht ohne große Bedenken und nur auf wiederholte Aufforderung von befreundeter Seite habe ich mich zur Umarbeitung des Heftes für den Druck entschlossen.

Neue Thatsachen wird man in demselben vergebens suchen, alles, was es enthält, hat, um mit de Bary (vergl. Anat. d. Vegetationsorgane 1877, p. VIII) zu reden, bereits seinen Autor, Verleger und Drucker gefunden. So ist es denn lediglich die Anordnung des Stoffes, die Disposition, die ihm die Existenzberechtigung gewähren kann. Es soll versuchen, die Principien der gesammten Pflanzengeographie, von allgemeinen Gesichtspunkten ausgehend, darzustellen.

Die Thatsachen der Pflanzenverbreitung an der Erdoberfläche zu schildern, ist bisher eine Hauptaufgabe der pflanzengeographischen Handbücher gewesen. Hier ist davon gänzlich abgesehen worden, da das in die beabsichtigte Behandlungsweise des Stoffes nicht hineinpaßte. Wer die betreffenden Thatsachen gebraucht, der findet sie ja in verschiedenen Werken: Grisebach,[1]) Drude,[1])[3]) Schimper,[1]) in übersichtlicher Weise zusammengestellt. Nur um die einzelnen abgehandelten Gesichtspunkte mit geeigneten Beispielen zu belegen, sind dergleichen Thatsachen, sind ferner die bestfundirten Resultate phytogeographischer Forschung herangezogen worden. Immerhin wird man unter diesen Beispielen manche finden, die in der bisherigen Literatur zu solchem Zweck noch keine Verwendung gefunden haben.

Nach dem Erscheinen von Schimpers Werk, welches ja einen wahren orbis pictus darstellt, konnte von der Beigabe von Abbildungen gänzlich abgesehen werden. Und aus ähn-

lichen Gründen sind auch Pflanzenlisten und Tabellen jeglicher Art fortgelassen worden. Man findet solche in den Hand- und Lehrbüchern, sowie in Hanns Meteorologie. So konnte noch der Vortheil erzielt werden, den Preis des Büchleins innerhalb bescheidener Grenzen zu halten.

Was endlich die Literatur anlangt, mit deren Verwerthung im Anfang Februar ein Abschluß gemacht werden mußte, so sind im Allgemeinen nur solche Schriften citirt, auf die im Text direct Bezug genommen wird. Viele andere, die im Literaturverzeichniß fehlen, wird man in den citirten Arbeiten angeführt finden. Bis auf wenige Fälle, bei denen das ausdrücklich bemerkt ist, habe ich stets die Originale eingesehen. Nur hier und da sind sämmtliche einschlägige Arbeiten eines Autors, auch die, die im Text nicht berührt wurden, zusammengestellt worden, so z. B. in den Fällen von A. Schulz und C. A. Weber. Das ist deßhalb geschehen, weil deren Arbeiten im Zusammenhang benutzt werden müssen und weil vollständige Listen derselben meines Wissens in der Literatur nirgends vorliegen.

Wenn das Buch in alter Orthographie erscheint, so ist dafür mein ganz besonderer Wunsch maßgebend gewesen. Demjenigen, der mit dieser über 60 Jahre alt geworden ist, kann nicht wohl zugemuthet werden, sich „de par le Roi“ in die, an sich gar keine Verbesserung bietende, neue hineinzufinden.

Ich habe auf die Ausarbeitung dieses Textes viel Zeit und Mühe verwandt und kenne seine Unvollkommenheit genau. Immerhin wage ich zu hoffen, daß die Fachgenossen das Büchlein nicht als bloße Crambe biscocta erfinden werden; daß es manchem derselben die willkommene Ausfüllung einer Lücke in unserer Literatur darstellen möge.

Carlsbad, 12. April 1905.

H. Graf zu Solms-Laubach.

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

Die Thatsache, daß die Vegetation in verschiedenen Gebieten der Erdoberfläche sich aus sehr verschiedenartigen Gewächsen zusammensetzt, hat seit den frühesten Zeiten jeden Beobachter frappiren müssen. Salomon wußte ganz genau, daß Cedern nur auf dem Libanon wuchsen, nicht in der Wüste, aus der er die Dattel kannte, daß alle die köstlichen Gewürze nur aus dem fernen Wunderland Indien kamen.

Und im Westen war bei den griechischen Gelehrten bereits in alter Zeit, vor Alexander, eine weitere pflanzengeographische Erkenntniß in der Scheidung zwischen dem feuchten, grünen, waldreichen Europa und dem sonnig heißen und dürren Asien hervorgetreten. Bretzl.[1]) Da brachten die Kriegszüge Alexanders mächtige und fruchtbare Anregung. Die Berichte seiner Gelehrten, im Reichsarchiv zu Babylon deponirt und in Auszügen verbreitet, sind als solche freilich verloren. Aber von ihrem Bestand, soweit er botanisch-pflanzengeographisch, giebt uns die Pflanzengeschichte des Theophrastos von Eresos, wie Bretzl[1]) gezeigt hat, Kunde. Und es ist ausgesprochenermaßen der pflanzengeographische Standpunkt, der dieses bedeutende Buch aller Orten beherrscht.

Seiner Zeit freilich war Theophrast weit voraus; die von ihm eröffnete Bahn wurde nicht weiter verfolgt, sein großer Gesichtspunkt verschwand aus der Literatur, nur das Thatsachenmaterial, welches ihm zugrunde lag, blieb erhalten. Merkwürdig ist es, zu sehen, wie die botanisch thätigen Forscher sich durch das Mittelalter hindurch bis ins 16., ja bis zum Anfang des 17. Säculi abmühten, die von Theophrast

und Dioscorides erwähnten Heilkräuter im Bestand der heimathlichen nordischen Flora wiederzuerkennen. Daß diese Pflanzen, die doch der mediterranen und orientalischen Flora angehörten, etwa bei uns nicht wachsen sollten, kam ihnen kaum in den Sinn.

Als dann endlich über die Gewächse des wieder entdeckten Indiens, über die des neu gefundenen Amerika eingehendere Mittheilungen zu den westlichen Kulturvölkern drangen, als man anfing die Alpengipfel zu besteigen, um von dort Hochgebirgspflanzen in die Gärten zu holen [Clusius,[1])[2]) Ciro Pollini[1])], da begnügte sich doch selbst der große Clusius damit, alle diese neuen Funde zusammenzustellen und zu beschreiben. Der rein systematische Gesichtspunkt trat so sehr in den Vordergrund, daß eine anderweitige Betrachtungsweise kaum aufkommen konnte. Das Material aber, genau beschriebene Pflanzen verschiedenster Herkunft, konnte nun nicht mehr verloren gehen, dafür sorgte der Buchdruck; es mehrte sich rasch und lag zu Linnés Zeit, die Grundlage der vergleichenden Floristik, des Vorläufers der wissenschaftlichen Pflanzengeographie darstellend, bereit. Aber eine Verarbeitung desselben unter bewußter Voranstellung der uns interessirenden Gesichtspunkte ließ doch noch auf sich warten. Sie ist zuerst erfolgt in einem unscheinbaren Buch von Willdenow,[1]) welches merkwürdigerweise völlig vergessen und erst ganz neuerdings von Engler[5]) ans Licht gezogen und in seiner Bedeutung für die in Frage stehende Disciplin erkannt worden ist. In der That findet man hier den Gedankengang der allgemeinen Pflanzengeographie auf rein theoretischer Basis in prägnanter und viel umfassenderer Weise entwickelt, als er bei den Autoren vorhanden war, die man gewöhnlich als Patres dieser Disciplin bezeichnet und von denen gleich zu reden sein wird. Man vergleiche nur den folgenden, schon in der ersten Auflage von 1792 stehenden Satz: „Unter Geschichte der Pflanzen verstehen wir den Einfluß des Klimas auf die Vegetation, die Veränderungen,

welche die Gewächse wahrscheinlich erlitten haben, wie die Natur für die Erhaltung derselben sorgt, die Wanderungen der Gewächse und endlich ihre Verbreitung über den Erdball.“

Wie gesagt, hat Willdenows Darstellung zunächst keine Wirkung ausgeübt. Aber es folgten im Anfang des 19. Jahrhunderts fast gleichzeitig drei hervorragende Männer, nämlich A. von Humboldt,[1][2] A. P. de Candolle[1][2] und R. Brown,[1][2] neben denen übrigens auch noch Wahlenberg,[1][2] wenn schon in zweiter Linie, genannt zu werden verdient. Humboldts Darstellung nimmt dabei mehr auf die geographische Brauchbarkeit der Pflanzenvertheilung, viel weniger auf die botanische Seite der Disciplin Rücksicht; sie steht unter der Ägide des allgemeinen Eindrucks tropischer Vegetationsformen und fesselt durch das glänzende Gewand, welches der Verfasser ihr zu geben wußte. Man vergleiche das bei A. de Candolle[2]) p. 167 Gesagte. Bei den beiden anderen Autoren tritt die Botanik in der Pflanzengeographie viel stärker in den Vordergrund. Von ihnen geht A. P. de Candolle wesentlich von der Betrachtung der einheimischen Gewächse, R. Brown, der seiner Gepflogenheit nach viel weniger geschlossen publicirte, von der Vergleichung der Floren verschiedener ausländischer Gebiete aus, zu welcher er durch das Studium seiner australischen Ausbeute angeregt worden war. Beide sind vielleicht in höherem Grade als Patres der Pflanzengeographie zu bezeichnen als Humboldt, obschon dieser viel mehr gelesen und vielfach als der alleinige Begründer unserer Branche der Wissenschaft gepriesen worden ist.

Bald entstand das Bedürfniß nach zusammenfassenden Handbüchern des neuen Zweiges der botanischen Wissenschaft. Ihm wurde zuerst durch F. Schouw[1]) Genüge geleistet; es folgte Meyen,[1]) durch seine Weltreise dazu angeregt. Beide Bücher stehen wesentlich unter dem Zeichen Humboldts; sie schildern die Verschiedenartigkeit der Vegetation in verschiedenen Regionen der Erdoberfläche und ihre Beziehungen zu der differenten Wärmevertheilung in der Gegenwart.

Die andere, die historische Fragestellung, die für die Vertheilung der Gewächse maßgebend ist, die vor allem A. P. de Candolle in ihrer Wichtigkeit begriffen hatte, die er aber mangels einschlägiger Untersuchungen nicht hatte eingehend behandeln können, erfuhr erst sehr viel später eine wichtige Förderung durch E. Forbes.[1])

Die Gedanken seines Vaters entwickelte weiterhin, sie in zeitgemäßer Form modificirend, A. de Candolle.[1]) Und kurz zuvor hatte Unger[2]) sein grundlegendes Buch geschrieben, dessen Gesichtspunkte er viel später (1870) noch in einer anderen Abhandlung verfolgte. Unger.[3]) Es scheint jenes Buch indeß zu spät gekommen zu sein, um in A. de Candolles Géographie botanique noch die genügende Würdigung zu finden. Nach der historischen Richtung hat endlich in dem hochbedeutenden, auf zahlreichen Specialarbeiten der verschiedensten Forscher wie Heer,[1])[2]) Christ[1])[2])[3]) u. a. fußenden Werk von A. Engler[1]) ein zeitweiliger Abschluß erzielt werden können. Wenige Jahre vorher war Grisebachs[1]) Vegetation der Erde erschienen. In diesem Buch wird dem historischen Gesichtspunkt geflissentlich keine Rechnung getragen, der Verfasser steht demselben, wie Engler[1]) im Vorwort sagt, kühl ablehnend gegenüber. Die Beziehung der Pflanzenverbreitung zur Wärmevertheilung, der Humboldtsche Gesichtspunkt, beherrscht das Buch, welches sich demnach wenig über Schouw und Meyen erhebt, wenn schon es seines reichen Inhalts und der trefflichen Vegetationsschilderungen halber noch lange ein unentbehrliches Nachschlagewerk bleiben wird.

Schließlich wären noch drei moderne Handbücher der Pflanzengeographie zu erwähnen, von denen zwei freilich auf ausgesprochen einseitigem, modern biologischem oder ökologischem Standpunkt stehen, d. h. nur die Beziehungen der Pflanzenvertheilung zum gesammten monde ambiant in seiner actuellen Beschaffenheit ins Auge fassen. Das sind die Bücher von E. Warming[1]) und von A. F. W. Schimper.[1]) Das

dritte von O. Drude[1]) seinerseits sucht allen Gesichtspunkten nach Möglichkeit Rechnung zu tragen, und es gelingt ihm das bis zu einem gewissen Grade. Nur treten die betreffenden Abschnitte vor der Schilderung der actuellen Pflanzenverbreitung, die in sehr breitem Rahmen gebracht wird, mehr als erwünscht zurück.

II. Der Thatbestand der Pflanzenvertheilung auf der Erde.

Da man diesen Thatbestand in verschiedenen Büchern [Grisebach,[1]) Schimper,[1]) Drude[1])] in vortrefflicher Weise zusammengestellt findet, da ferner für unsere Zwecke seine detaillirte Darstellung lediglich einen Ballast bilden würde, so mögen hier nur die allerallgemeinsten Grundzüge der Vertheilung des Pflanzenkleides der Erde, so wie wir sie gebrauchen, kurz recapitulirt werden.

Jedermann kennt ja die fünf großen Vegetationszonen, die, parallel zum Äquator, ringförmig die Erde umgeben. Eine derselben, den Äquator umschließend, der Tropengürtel, ist nur in Einzahl vorhanden, die anderen kehren auf beiden Halbkugeln, einander entsprechend, wieder; die beiden gemäßigten und die beiden arctischen Zonen nämlich. Natürlicherweise ist die Scheidung dieser Gürtel keine absolute, so daß man jederseits des Äquators die subtropischen und die subarctischen Zonen als Übergangsgebiete unterscheiden kann.

Betrachtet man nun das Vegetationsbild, welches jeder dieser Gürtel in der östlichen oder westlichen Hemisphäre darbietet, so findet man Differenzen vor. Und zwar sind diese in der Tropenzone und den beiden arctischen Gürteln minder ausgesprochen als in den gemäßigten. Die Tropen und die Arctiden haben ringsum einen ähnlichen Vegetationscharacter, wenn schon natürlich bezüglich der Speciesvertheilung mancherlei Differenzen obwalten.

Im Tropengürtel wechseln große, feuchtwarme Waldgebiete mit Steppen ab. Die Vegetationsruhe fällt wesentlich

mit der Zeit größter Wärme und Trockenheit zusammen. In den Steppengebieten baut sich die Flora aus Kräutern, succulenten und hartblätterigen Sträuchern auf; in den regenreichen Strichen, die indeß ein geringeres Areal umfassen, als es der landläufigen Meinung entspricht, ist sie in einer unendlichen Waldfülle entwickelt. Der Wald, durch die große Zahl der ihn bildenden Einzelspecies von dem einförmigeren der gemäßigten Zonen verschieden, zeichnet sich bekanntlich durch das häufige Vorkommen baumartiger Monocotyledonen (Palmen, Pandanen, Bambusen) aus.

In der nördlichen arctischen Zone überwiegt der Steppencharakter; der Wald fehlt oder tritt doch gänzlich in den Hintergrund. Auffällig ist die Gleichartigkeit der Pflanzendecke in allen Theilen des Gürtels. Sie setzt sich wesentlich zusammen aus perennirenden, bis zum Boden absterbenden Stauden, und niederliegenden, vielfach kriechenden Sträuchern mit abfallenden, seltener immergrünen (Ericaceen) Blättern. Dazu kommen dann noch, hier mehr als anderswo die Vegetationsphysiognomie bestimmend, die Moose und vor allem die Lichenen (*Cladonia rangifina*).

Die angrenzende nördliche gemäßigte Zone dagegen bietet auf den Landmassen der östlichen und westlichen Hemisphäre ein wesentlich verschiedenes Bild. Auf dem eurasischen Continent läßt dieselbe sich nämlich in zwei parallele, ziemlich regelmäßig verlaufende Theilgürtel zerlegen. Der nördliche von diesen, die nördliche Waldzone, ist durch das Vorwiegen von Nadel- und Laubwaldungen characterisirt, die im Gegensatz zum Tropenwald nur wenig Species, diese aber in enormer Individuenzahl aufweisen und infolge davon einen mehr oder minder monotonen Eindruck hervorbringen. Je weiter nach Norden, um so mehr überwiegen die Nadelbäume; treten die Laubhölzer zurück; um so mehr steigert sich die Einförmigkeit. Der andere Theilgürtel, die nördliche Steppenzone, zerfällt in einen östlichen Abschnitt, das eigentliche Steppengebiet, ausgezeichnet durch auffällige Armuth an

Bäumen und Sträuchern, durch Überwiegen der Kräuter und Stauden (*Compositen*, *Labiaten*, *Chenopodeen*), und in einen westlichen, das Mediterrangebiet, welches sich durch das Vorherrschen gesellig wachsender, immergrüner Sträucher (Maquis) characterisirt. Und dazu kommt im äußersten Osten noch ein ganz eigenthümliches Florengebiet, das japanisch-chinesische, von Nord nach Süd verlaufend, keine deutlichen transversalen Grenzscheiden bietend, die Küste des pacifischen Oceans säumend. Reiche Waldentwicklung, an der viel zahlreichere Arten betheiligt sind, als man sonst in den nördlichen Wäldern zu finden gewohnt ist, characterisirt dasselbe.

Die nördliche gemäßigte Zone des amerikanischen Continents weist keine derartigen regelmäßig parallelen Theilgürtel auf. Der nordsüdlich verlaufende Wall der Cordillere scheidet zunächst von der Hauptmasse des Areals den schmalen Küstenstreifen des westlichen pacifischen Gebietes, der sich ähnlich wie der gegenüberliegende japanisch-chinesische verhält und auch in den Einzelheiten seiner Flora vielfach mit ihm übereinstimmt. Östlich der Cordillere dagegen haben wir wiederum Wechsel weiter Steppenflächen und Waldgebiete, allein diese beiden bilden keineswegs äquatoriale Gürtel, sondern liegen mehr derart nebeneinander, daß die Steppe den westlichen Theil des Continents etwa vom Mississippi ab, die Waldlandschaft seine östlichen oceanischen Partien umfaßt, wobei es freilich an Unregelmäßigkeiten nicht fehlt, so daß eine ähnlich regelmäßige Grenzlinie beider wie auf der Osthalbkugel kaum gezogen werden kann. Detaillirtere, übersichtliche Darstellung des hier in Frage stehenden Thatbestandes findet sich bei Asa Gray.[2])

Außerhalb der tropischen und subtropischen Zonen bietet die südliche Hemisphäre viel geringere Landentwicklung als die nördliche. Von vornherein läßt sich also keine genaue Parallele mit den auf letzterer maßgebenden Verhältnissen erwarten. Immerhin giebt es in Australien, Südamerika und zumal in Südafrika Gebiete von großer Ausdehnung, die als

südliche gemäßigte Zone zusammengefaßt werden dürfen. Die Landentwicklung des antarctischen Gebiets ist so beschränkt, daß nur der amerikanische Continent dasselbe eben berührt. Die wirklich antarctischen, polaren Länder, von deren Flora man kaum etwas weiß, scheinen fast ausschließlich Flechten und Moose zu beherbergen. So ist denn hier eine Scheidung beider Gürtel schwer durchführbar, und man sollte viele Gebiete, die gewöhnlich als antarctisch bezeichnet werden, eher der gemäßigten Zone zurechnen. Im Allgemeinen bieten die südlichen, extratropischen Regionen Steppencharacter ihrer Vegetation, nur mehr local (Süd-Chile, Neu-Seeland) treten ausgedehntere Formationen niederschlagreichen Waldes hinzu.

In allen Zonen, mit Ausnahme der arctischen, zeichnen sich Inseln oceanischer Lage, wenn solche vorhanden, durch characteristische Floreneigenthümlichkeiten aus, sie verdienen also besondere Berücksichtigung. Vielfache Endemismen der auf ihnen wachsenden Arten, geringerer Artenreichthum der Genera, also ein anderes Verhältniß der Arten- und Gattungszahl als auf den Continenten, sind die auffallendsten derartigen Züge.

Ein analoger Zonenwechsel, wie wir ihn in der Richtung vom Äquator nach den Polen haben, findet sich, exceptis zonis arcticis, überall auf der Erde an höheren Gebirgen in der Richtung von unten nach oben. In der Regel sind die basalen Partien des Gebirges mit Wald bedeckt, darüber folgt dann die alpine Region mit Steppen oder Grasmatten, zuletzt die Glacial- oder Gipfelregion, die in ihrem Vegetationscharacter viel Gemeinsames mit der arctischen Zone bietet. Die absolute Höhe, in welcher die betreffenden Zonengrenzen gelegen sind, hängt bekanntlich von der Breite ab, unter welcher das Gebirge sich findet, sie wird außerdem noch von vielen Ursachen geringerer Bedeutung afficirt. So liegt z. B. die untere Grenze der alpinen Region in unseren Alpen beiläufig bei 2000—2500 m, in den äquatorialen Andes bei 3700 bis 4000 m. Humboldt war es vor allem, der auf diese regel-

mäßige Veränderung der Vegetation mit dem Anstieg ins Gebirge hingewiesen hat.

Welche Gründe es sind, durch die die in ihren allgemeinsten Grundzügen dargelegte, im einzelnen bekanntlich viel weiter gegliederte Vertheilung der Gewächse an der Erdoberfläche bedingt wird, das zu bestimmen und zu analysiren ist nun die eigentliche Aufgabe einer wissenschaftlichen allgemeinen Pflanzengeographie.

Da wir bei allen pflanzengeographischen Erörterungen immer wieder genöthigt sind, mit den Begriffen Species und Standort als mit ein für allemal gegebenen Größen zu operiren, so muß zunächst das Wesen dieser beiden Begriffe einer eingehenderen Betrachtung gewürdigt werden.

III. Die Species und ihre Veränderung in der Zeit.

Die Entwicklung des Speciesbegriffes zu der Form, wie er heute vorliegt, hat eine lange Geschichte. Ihn festzustellen war das erste Problem, welches die botanische Wissenschaft beschäftigte. In den frühesten Zeiten schon zwang das Ernährungsbedürfniß das Menschengeschlecht, die Pflanzenwelt genauer zu betrachten und gegebene Gruppen von Individuen, die sich durch gemeinsame Eigenschaften auszeichneten, von anderen, sich anders verhaltenden zu unterscheiden. So weit gehen ja auch die Thiere, die ihnen übelschmeckende oder schädliche Pflanzen auf den Weiden unberührt stehen lassen oder, wie es die Kühe auf den Hochplateaus der Vogesen mit *Nardus stricta* thun, ausreißen und wegwerfen. Der erste Schritt über diesen thierischen Standpunkt hinaus bestand in der Erkenntniß, daß die Pflanzen sich durch ihren Samen fortpflanzen. Es folgte weiter die Feststellung der Constanz der Charactere, der Nachweis der Thatsache, daß aus den Samen immer wieder Individuen hervorgehen, die den Mutterindividuen gleichen. Derartige Individuengruppen wurden also unter gemeinsamem Namen zusammengefaßt.

Natürlich geschah die Feststellung dieser ersten Wahrnehmungen zunächst unwillkürlich; für ihre Sicherstellung, die sie zu wissenschaftlichen Begriffen erhob, war viel Beweismaterial, scharfe Beobachtung und lange Erfahrung nothwendig. Das vergißt man allzu leicht, und doch liegt ein Hinweis darauf in der Thatsache vor, daß noch bis in das vorige Jahrhundert hinein die alte Meinung sich erhalten konnte, wonach die Quecken aus dem Getreidesamen per degenerationem erwachsen sollten.

Natürlich hatte die Begrenzung derart gefaßter Begriffe von vornherein verschiedenen Umfang, je nach der Schärfe der Beobachtung verschiedener Nationen und Zeitalter. So kommt es, daß die Patres botanici bis ins 17. Jahrhundert hinein einmal Formenkreise unterschieden, die noch heute Species darstellen, ein andermal viel weiter griffen, so daß wir, was ihnen Arten waren, als Gattungen ansehen. Hat doch noch Linné bloß eine *Orchis insectifera*, die der ganzen heutigen Gattung *Ophrys* mit ihren vielen Species entspricht.

Da nun ferner die naive Betrachtung lehrte, daß von diesen je mit gemeinsamem Namen bezeichneten Individuengruppen oftmals einige einander viel ähnlicher sind als die anderen, so kam man bald dort, wo das in die Augen stach, dazu, sie zu höheren Einheiten zusammenzufassen, d. h. Classen zu bilden, wie solches schon früh für die Farne, die Umbellaten, die Liliengewächse sensu latiori geschah. Dabei zeigen die älteren Kräuterbücher, wie z. B. H. Bock,[1]) daß bei diesen Gruppirungen von bestimmten bewußten Gesichtspunkten gar nicht die Rede war. Ungefähr denselben Standpunkt der Erkenntniß, wie er Bock eigen war, haben heute die Sundanesen Javas. Und sie haben ihn, in der naturgeschichtlichen Auffassung unseren westlichen Völkern weit überlegen, ganz selbstständig erreicht, wie ihre bei Filet[1]) zusammengetragene botanische Terminologie lehrt. Hier werden die Orchideen in genere als „angrek“, die Schlingpflanzen als „aroï“, die Aurantiaceen als „djerook“ zusammengefaßt;

Zusatzworte bringen weitere Unterscheidung, wie denn „aroï-kibarera“ der Gattung Cissus entspricht, „aroï kibarera Gedeh“ eine bestimmte, am Gedeh wachsende Species der Gattung bezeichnet.

Es haben weiterhin eine Reihe von Männern sich bestrebt, einmal den Speciesbegriff zu klären und auf der anderen Seite Systeme zu schaffen, denen einheitliche Gesichtspunkte zugrunde lagen, und endlich erschien der große Linnaeus, der, alles bis dahin Geleistete zusammenfassend, sein Sexualsystem schuf und die Species, indem er sie mit Hilfe der binären Nomenclatur leicht kenntlich machte, gleichzeitig mit einer ganz bestimmten begrifflichen Definition ausstattete. Das ist der berühmte Satz: „tot species quot creationes“, ein Machtspruch, für den ein Beweis freilich nicht zu erbringen war.

Aber schon Linné selbst konnte sich der Einsicht nicht verschließen, daß innerhalb der durch das Postulat „tot species“ ein für allemal festgelegten und als Species bebezeichneten Formenkreise nicht in allen Punkten absolute Gleichartigkeit obwaltet, daß innerhalb ihres Rahmens immerhin Abweichungen vorkommen, daß z. B. die blauen Glockenblumen, die roten Rosen gelegentlich weißblühende Individuen produciren. Er konnte ferner nicht leugnen, daß die Constanz der Charactere weit davon entfernt war, absolut zu sein. Erwuchsen doch aus dem Samen derselben Levkojenpflanze promiscue einfach- und gefülltblühende Individuen. Fand er doch, daß die Kohlsorten unserer Gärten, so verschieden sie aussehen, dennoch leicht ausarten und Nachkommen gleichen Characters liefern, wie er der Species entspricht, die er als *Brassica oleracea* bezeichnet hatte. Also mußte er wohl oder übel anerkennen, daß es außerhalb der absolut feststehenden Charactere noch andere giebt, die innerhalb gewisser Grenzen variiren können. Da half er sich denn mit der Aufstellung des Begriffes der Varietät, der dem Speciesbegriff subordinirt wird. Er nahm an, daß diese Varietäten dem Einfluß der

äußeren Agentien ihre Entstehung verdanken, die auf verschiedene, der Species zugehörige Individuen in jeweils etwas differenter Art einwirken. So viel Spielraum also hatte der gütige Schöpfer den von ihm telles quelles eingesetzten Species doch noch gelassen.

Den in übermäßiger Bewunderung des großen Mannes befangenen Linneanern, die in der Systematik bis ins vorige Jahrhundert hinein den Ton angaben, blieb dieser schwache Punkt in des Meisters Deductionen freilich auch nicht ganz verborgen. Man beruhigte sich aber darüber, indem man nicht sah, was man nicht sehen wollte. Und wie sich dergleichen Gepflogenheiten in der Wissenschaft stets rächen müssen, so kam es bald zu deren unendlichem Schaden so weit, daß die Varietäten im Freien kaum beachtet, im Garten sogar geradezu mit Verachtung gestraft wurden. Indeß man befolgte ja nur die ausdrückliche Vorschrift des Meisters: „varietates levissimas non curat botanicus“.

Eine seltene Ausnahme machte N. A. Duchesne[1]) in seinem hervorragenden und von echt wissenschaftlichem Geist getragenen Buch über die Erdbeeren, welches zuerst 1766 erschien. Er hatte die einblätterige Erdbeere (Fraisier de Versailles) in seinem Garten aus dem Samen der gewöhnlichen *F. vesca* entstehen und sich, ausgesäet, mit gleichem Character reproduciren sehen. Daraus schließt er mit Recht, daß, wenn die Linnésche Fassung des Speciesbegriffes richtig sei, worüber er der Autorität Linnés halber nicht discutiren will, woran er aber offenbar starke Zweifel hegt, die Species jedenfalls in viel weiterem Sinne als üblich gefaßt werden müsse, etwa so, daß alles zu einer Species gehört, was bei wechselseitiger Kreuzung fruchtbaren Samen bringt. Und weiter führt er aus, daß, da es constante Varietäten oder Rassen giebt, eine fortschreitende Veränderung innerhalb des Speciesrahmens anerkannt werden müsse. Er persönlich neigt schließlich dahin, die ganze Gattung *Fragaria* für eine Species sensu Linnaei mit ihren successiven Varietätderivaten zu

halten, und stellt die Art, wie er sich der letzteren Filiation vorstellen möchte, in einem Descendenzstammbaum dar, wie ihn besser keiner der modernen Darwinianer hätte aufstellen können.

Daß die Differenzen, die innerhalb des Rahmens der Species Linnéscher Prägung vorkommen, nicht alle gleicher Art und gleicher Bedeutung sind, hat dann Aug. P. de Candolle[3]) erkannt und mit voller Schärfe hervorgehoben. Er sondert voneinander die folgenden Categorien: 1. Variations (Modificationen). Leichte Veränderungen, durch äußere Einflüsse bedingt, mit dem Aufhören der Einwirkung dieser Einflüsse verschwindend (Nanismus, Alpenpflanzen in der Ebene z. B.), in keiner Weise in der Fortpflanzung erhalten bleibend. 2. Variétés (Spielarten). Abänderungen, die Intensität genug besitzen, um sich in der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu erhalten. 3. Rassen. Abänderungen, die selbst bei Aussaat der geschlechtlich erzeugten Samen entweder bei allen oder doch wenigstens bei vielen Tochterindividuen erhalten werden. — Dazu kommen dann noch die Mißbildungen, sowie die Bastarde, die uns hier weniger interessiren. Schon de Candolle hegt gegründete Zweifel, ob seine variétés wirklich durch äußere Einflüsse bedingt werden. Er macht im übrigen die nur allzu zutreffende Bemerkung, daß man sich in der Regel gar nicht um eine scharfe Unterscheidung dieser verschiedenen Abänderungscategorien bemühe.

Bedeutsam waren weiterhin die Arbeiten von A. Jordan.[1]) Er hatte festgestellt, daß bei zahlreichen Species der hergebrachten Begrenzung die innere Differenzirung viel weiter geht, als man zu glauben geneigt war. Und da er nun in langjährigen Culturen erkannte, daß diesen „Varietäten“ durchweg Constanz bei der Aussaat zukam, so sah er sich dazu gedrängt, sie als gleichwerthige Species zu proclamiren. Damit kam es denn zu einer Vermehrung der Species ins Unendliche; es entstanden die viel bespöttelten „petites espèces“, die ihrer schwierigen Unterscheidbarkeit halber der

Systematik sehr unbequem sein mußten. Dabei aber war Jordan überzeugter, ja fanatischer Anhänger des Satzes „tot species quot creationes“, und ging er über Beobachtungen, die ihn hätten stutzig machen können, entweder einfach hinweg oder suchte sie durch scholastische Interpretationen aus der Welt zu schaffen. Man vergleiche desbezüglich Jordan.[2])

Die Feststellung der Thatsache, daß sich so viele der sogenannten Varietäten genau wie Species verhalten und also folgerichtig auch als solche anerkannt werden müssen, war und blieb bei alledem eine bedeutende Leistung, zumal in einer Zeit, in der die Systematiker es in der Regel sorgfältig vermieden, sich mit dergleichen allgemeinen Fragestellungen zu beschäftigen.

Für die scharfe Unterscheidung der hier in Frage stehenden Categorien hat Darwin[1]) nur wenig gethan. Das war natürlich, da ihm viel mehr daran liegen mußte, das hervorzuheben, was ihnen allen gemeinsam ist, als ihre Unterschiede, die er ja gerade zu verwischen trachtete, zu betonen. Seit seiner Zeit hat sich indeß der Gebrauch eingebürgert, die Worte Varietät und Rasse nicht mehr im Sinne de Candolles zu gebrauchen, vielmehr mit ersterem Namen ganz im allgemeinen Variationen zu bezeichnen, die in der freien Natur sich finden; als Rassen nur solche, die in der Cultur seitens des Menschen sich ausbilden und zu wechselnder Constanz gelangen.

Nägelis[1]) Darlegungen knüpfen an Jordans Untersuchungen an. Wie dieser, hatte er sich überzeugt, daß die Mehrzahl der als Varietäten angesprochenen Formen, der Constanz ihrer allerdings geringfügigen Merkmale halber, alle wesentlichen Eigenschaften der Species darbieten. Aus dieser, auch von de Bary[1]) für Thallophyten bestätigten Wahrnehmung, schließt er ganz folgerichtig mit Jordan, daß solche Varietäten eben Species seien, daß wir es also vielfach mit Gruppen zahlreicher einander ähnlicher Arten zu thun haben, deren jede gewohnheitsmäßig als Species bezeichnet zu werden

pflegt. Die wirklichen Species, die die Gruppe bilden, heißen dann Varietäten. Und Nägeli beschränkt den Begriff der Varietät, absolute Constanz der Charactere für ihn erfordernd, gerade auf diese „petites espèces". Auf der anderen Seite hebt er hervor, daß es Abänderungen gebe, die geringe Constanz besitzen, und die, wennschon sie sich durch ein paar Generationen erhalten können, doch in Folge von Kreuzung mit der Normalform allmählich verschwinden; daß solche Formen indessen, in Cultur genommen, länger dauern und daß ihre unvollkommene Constanz unter solchen Umständen gesteigert werden kann. Derartige Abänderungen nennt er Rassen. Er faßt diesen Begriff also nach dem Gesagten wesentlich im Sinne de Candolles und weiter als Darwin, bei dem er ausschließlich für die Verhältnisse des Culturzustandes Geltung hat. In der freien Natur werden nach Nägeli gleichfalls Rassen sich bilden, sie werden nur rascher wieder verloren gehen.

Endlich haben wir dann bei Nägeli wiederum, wie bei de Candolle, die Modificationen, mit dessen Variations zu identificiren. Sie verdanken ihre Entstehung den Wirkungen der Außenwelt und schwinden sofort, sobald diese eine Änderung erfahren. Und um an letzter Stelle eine ganz allgemeine, nichts präjudicirende Bezeichnung für beliebige Gruppen sich ähnlich verhaltender Individuen zu haben, welchen Characters sie auch sein mögen, führt er das Wort „Sippe"*) ein.

---

*) de Vries (v. II p. 189) scheint Nägeli nicht mit genügender Sorgfalt gelesen zu haben, wenn er schreibt: „Mendel benutzt hier das Wort Sippe in seiner alten richtigen Bedeutung, während Nägeli Sippen nennt, was bei anderen Varietäten sind." Man wolle damit vergleichen, wie Nägeli[1]) seinen Sippenbegriff definirt. Er sagt p. 10: „Es mangelt in der Wissenschaft ein Wort, welches kurz das, was ich früher systematische Einheit genannt habe, also eine größere oder kleinere Anzahl von verwandten Organismen bezeichnete. Man gebraucht dafür wohl den Ausdruck Form oder Gruppe oder selbst Art; dieselben werden aber oft zweideutig und für Zusammensetzungen unbrauchbar. Unter Sippe verstehe ich also jede systematische Einheit; Rasse, Varietät, Art, Gattung, Ordnung, Classe."

Solange man mit Linné daran festhielt, daß jede Pflanzenspecies für sich durch einen, wie auch gedachten Schöpfungsact entstanden sei — und das war in vor Darwinscher Zeit bei den Botanikern in der Regel der Fall —, so lange war jede Species vollkommen selbstständig; alle ihre Individuen leiteten ihren Stammbaum von dem ursprünglich geschaffenen Paar ab. Und wenn man nun Systeme aufbaute und die Species nach gewissen gemeinsamen Eigenschaften zu einander subordinirten Gruppen anordnete, so konnte dieß logischerweise nur eine kunstgerechte Registratur bedeuten, die den Überblick über die Menge des bekannten Materials zu erleichtern, aber sonst nichts zu leisten imstande war. Von diesem Standpunkt aus war zweifelsohne das Linnésche Sexualsystem das consequenteste und beste von allen.

Mit solchen Anschauungen treten aber die Resultate der Beobachtungen von vornherein in Widerstreit, und das konnte denjenigen Botanikern, die überhaupt logische Consequenzen sich zu ziehen erlaubten, unmöglich verborgen bleiben. Dreierlei Umstände waren es, die schwer oder gar nicht mit dem Dogma: „tot species quot creationes“ sich vereinigen ließen.

Nämlich erstens: die Willkürlichkeit in der Umgrenzung der Species. Denn ein Autor faßte als Varietät auf, was dem andern eine eigene Species war. Wie sollte man da nun eigentlich erkennen, wieviel Schöpfungen stattgehabt, wieviel Arten also existiren.

Zweitens: die Thatsache der Möglichkeit einer Bastardbildung, die doch von vornherein unbegreiflich sein mußte, wenn man die Arten als aus lauter eigenen Schöpfungsacten entsprossen ansah. Linné freilich hat an dieser Schwierigkeit wenig Anstoß genommen; er hielt es, in späteren Lebensjahren wenigstens, für möglich, daß nur die Gattungen geschaffen, die zahlreichen Arten innerhalb ihres Rahmens aber durch Kreuzung mit anderen Gattungstypen entstanden sein könnten; vergl. J. Sachs p. 113. Daß die vom Schöpfer als

solche geschaffenen Genera Bastarde sollten bilden können, das blieb dabei wiederum unerklärt, ein reines Wunder.

Und drittens war es der Umstand, daß ganze Reihen von Arten existiren, die, in den meisten Characteren übereinstimmend, nur in wenigen differiren, so daß sie Artengruppen bilden, die sich schon bei unbefangener Betrachtung aufs Schärfste von anderen abheben. Daß in der That Gewächse wie Gräser und Palmen, obgleich ihre Glieder in beiden Fällen auf verschiedene Classen seines Sexualsystems entfallen (Gräser, z. B. Triandria, Hexandria, Monandria), doch in sich geschlossene Gruppen darstellen, dessen war Linné sich bewußt, und hat er bereits direct ausgesprochen, daß es neben dem Sexualsystem noch ein natürliches System geben müsse, welches zu finden Aufgabe der Botanik sei. Er selbst hat bereits einen Versuch in dieser Richtung gemacht, an den die Jussieu, de Candolle etc. anknüpfen konnten. Warum aber ein solches natürliches System existire und existiren müsse, das war allen diesen auf dem Boden des Dogma stehenden Männern verborgen, und nur eine Ahnung trieb sie dazu, sich damit zu beschäftigen. Hatte doch schon Linné[1]) p. 136 selbst gesagt: „Classis genere magis arbitraria est, utrisque magis ordo.“ Heißt es doch bei Duchesne[1]) rem. partic. p. 17: „Il faut seulement remarquer que toutes ces divisions de genres et d'espèces sont factices et pour ainsi dire arbitraires, il n'y a que les trois dernières (genre, espèce, variété) qui soient quelque chose dans la nature.“ Hier ist die Zusammenfassung der Gattungen zu höheren Einheiten ganz klar als eine metaphysische Speculation bezeichnet. Aber das trotz alledem nicht abzuweisende Bedürfniß, für solche Classificirung irgend eine Begründung zu gewinnen, brachte schließlich zu der Annahme, daß die Artengruppen, die gewisse gemeinsame Züge zeigen und die deßhalb zu höheren Ordnungscategorien zusammengefaßt wurden, „Typen“, „Ideen“ repräsentiren, nach denen der Schöpfer gearbeitet habe. Man suchte demnach im natürlichen System nichts mehr und

nichts weniger zu finden, als die Disposition, die dieser sich behufs der Schöpfung angefertigt hatte. Da war denn allerdings das Wesen eines solchen Systems, wie Elias Fries[1]) es direct aussprach, „quoddam supranaturale“.

So wurde denn eine rationelle Begründung des natürlichen Systems erst möglich, nachdem dasselbe seit langer Zeit zum Gegenstand eifriger Arbeit geworden war. Sie setzte voraus, daß man das Dogma von der absoluten Constanz der Art definitiv fallen ließ. In bestimmter und klarer Weise hatte das zuerst Lamarck[1]) gethan. Er sprach sich dahin aus, daß die Natur mit der Hervorbringung der einfachsten Organismen begonnen und mit den vollkommensten aufgehört habe. Sie habe die Organisation stufenweise verwickelt und das unter Wirkung der veränderlichen Einflüsse der Außenwelt. Würden letztere immer die gleichen geblieben sein, so hätte nach ihm keine Organisationsvervollkommnung eintreten können. Aber sowohl er, als Geoffroy de St. Hilaire, der die gleichen Anschauungen vertrat, konnten damals der allmächtigen Autorität Georges Cuviers gegenüber nicht durchdringen. Immerhin hat es stets einige Forscher gegeben, die sich ihnen anzuschließen geneigt waren; von ihnen mag als auf botanischem Gebiete thätig Lecoq[1]) genannt werden, der leider heut zu Tage allzu wenig beachtet zu werden pflegt.

Auch Darwin[1]) steht, was die Frage nach der Entstehung der Species anlangt, ganz wesentlich auf der von Lamarck gelegten Grundlage. Er bricht definitiv mit der Constanz der Art und sucht überall zu beweisen, daß diese nur dann existire, wenn man von der ganzen Existenzlinie nur unendlich kleine Abschnitte ins Auge fasse, daß dagegen von weiterem Gesichtspunkt aus die Art in stetem Fluß und steter Veränderung begriffen sei. Er ist sich aber, wie de Vries[1]) neuerdings gezeigt hat, darüber niemals ganz klar geworden, ob diese Veränderung, wie Lamarck wollte, lediglich durch von außen wirkende Einflüsse (individual variations) oder ob sie unabhängig von diesen, durch nicht näher definir-

bare, aus unbekannten Gründen gelegentlich eintretende Sprünge (chance oder single variations) bewirkt werde. Zu verschiedenen Zeiten hat er einmal eine, dann die andere Alternative stärker betont. Im Großen und Ganzen aber hat er doch, wo es sich um concrete Beispiele handelt, die äußeren Einflüsse. in den Vordergrund treten lassen, vielleicht wohl beeinflußt durch Wallaces[2]) Gedankengänge. Daher denn auch Nägeli ihn wesentlich auf die individual variations fußen sieht und ihn, was die Artentwicklung anlangt, als Lamarckianer bezeichnet.

Nach Lamarcks Darlegungen hätte man erwarten sollen, daß die Pflanzenwelt aus unzähligen, nach allen Richtungen netzmaschenartig gleitenden, ähnlichen Formenkreisen bestehen müsse; nach ihnen allein war es jedenfalls schwer zu verstehen, woher die zahlreichen Lücken verschiedener Weite und Bedeutung kommen, die wir überall zwischen den heute lebenden Arten oder Artengruppen klaffen sehen. Warum es so sein müsse, lehrt uns nun Darwin. Er findet den Grund dafür in der Thatsache der räumlichen Beschränkung der Erdoberfläche, auf der die Organismen leben, auf der sie also ihren bestimmten Platz einnehmen müssen. Er zeigt, daß unmöglich alle die Keime, die gebildet werden, auch zur Entfaltung gelangen können; daß die aus ihnen hervorgehenden Individuen demnach in Wettbewerb miteinander treten müssen, und daß diejenigen den Sieg davontragen, die anderen erdrücken werden, die ihre Lebensfunctionen unter Einwirkung jeweils vorhandener äußerer Umstände am vollkommensten zur Durchführung bringen können. Das Mittel, durch welches die schwächeren Individuen verdrängt werden, findet Darwin in der sexuellen Vereinigung, zu welcher diese nicht in gleichem Maße wie die stärkeren in Folge eben des Concurrenzkampfes gelangen werden. Hier liegt eine Schwäche der Beweisführung, die sich hauptsächlich auf die höheren Thiere stützt, für die Pflanzen aber auf viele Schwierigkeiten stößt, auf die wir weiterhin zurückkommen müssen. An dieser Stelle mag nur

darauf hingewiesen werden, daß Darwin die niederen, der Sexualität entbehrenden Organismen ganz außer Acht läßt, die doch in gleicher Weise wie die höheren in Arten und Artengruppen gespalten auftreten, bei denen also wohl die gleichen Principien wie bei den sexuell differenzirten Geltung gehabt haben müssen.

Da nun nach Darwin alle möglichen Abänderungen, nützliche, gleichgültige und schädliche, ohne Unterschied auftreten, so ist die Variation an sich richtungslos. Weil aber, wie gesagt, nur diejenigen, die in Richtung der Nützlichkeit stattfinden, Aussicht haben, Fuß zu fassen und sich sexuell fortzupflanzen, die übrigen allmählich im Kampf ums Dasein schwinden, so können offenbar die Reihen der Organismen nicht überall continuirlich sein. In völliger Analogie zu der vom Menschen geübten Zuchtwahl findet also auch eine natürliche Zuchtwahl statt, in Folge welcher sich die jeweils vorhandenen Gewächse in Richtung der Anpassung an den Zustand der Umgebung verändern. Aber nicht nur daß die äußeren Einwirkungen die Organismen successive verändern, sie bringen gleichzeitig durch stete Ausmerzung des mindest günstig variirten eine sich stets steigernde Anpassung an die Außenverhältnisse zu Wege. Diese wird fortwährend von den Eltern auf die Nachkommen übertragen, gestaltet sich also zur Vererbung. Und die Nachkommen werden mitsammt diesem ihrem Erbtheil stets wieder neuer fortschreitender Anpassung unterliegen. So muß denn schließlich, unter Voraussetzung lange Zeit hindurch gleichbleibender äußerer Einwirkungen, durch successive Verdrängung aller mindergünstigen Varianten ein Zustand völliger Stabilität erreicht werden. Einem solchen stabilen Zustand, einem Anpassungsoptimum muß nach Darwin die Entwicklungsbewegung der Organismen zustreben.

Zum Beweis dessen, daß die Species wirklich nicht unveränderlich und gleichbleibend sei, hatte Darwin sich vor allem auf die cultivirten Gartenrassen gestützt, bei welchen

eine Veränderung im Laufe kurzer Zeiträume nachgewiesen werden konnte. Nichts war natürlicher, als daß er, von der Richtigkeit seiner Conception überzeugt, in dieser Richtung zum Generalisiren neigte. Er hat demgemäß das, was er von den Culturrassen behaupten konnte, auf die Varietäten übertragen, obschon ihm für solche Übertragung directe Begründung durch genügendes Beweismaterial in keiner Weise zur Verfügung stand. Die Bedenklichkeit dieser seiner Argumentation ist von Nägeli zuerst aufs Schärfste hervorgehoben worden.*) In der That ist, wenn man Darwins Hauptwerke vergleicht, die Dürftigkeit der Capitel über die Varietäten, die Minderwerthigkeit vieler in erster Linie herangezogenen Beispiele höchst auffällig. Und dazu kommt noch als erschwerender Umstand, daß Darwin die Unterscheidung von Varietät und Modification, die doch A. P. de Candolle so scharf pointirt hatte, nur wenig beachtet. Freilich kommt er auf diesem Weg zu faßbarer Definition der verschiedenen Gliederungscategorien des natürlichen Systems. Sie sind, wenn einmal richtig erkannt, alle von gleicher Realität und entsprechen den verschiedenen Verwandtschaftsgraden eines Menschengeschlechts mit bekanntem Stammbaum. Die Rassen, als jüngste Producte der Veränderung, werden allmählich den Rang der Varietäten, diese, soweit sie nicht etwa aussterben, den der Species erlangen. Letztere sind die Descendenten eines gemeinsamen Stammes, der als Gattung bezeichnet wird, und so geht es weiter nach rückwärts zu den Classen und Ordnungen fort. Die Blutsverwandtschaft ist das Princip des natürlichen Systems. Dabei muß natürlich, und das haben Darwins Anhänger gar vielfach vergessen, die Sicherstellung der Abstammung einer gegebenen Sippe um so leichter aus-

---

*) Genau dasselbe hat auch de Vries gethan, indem er I, p. 149 sagt: „Die wahre Klippe der Darwinschen Theorie ist der Übergang von der künstlichen Zuchtwahl zu der natürlichen Auslese.“ Aber es wird dazu nicht Nägeli, sondern ein, den Botanikern wenigstens, gänzlich unbekannter Autor, Paul Janet nämlich, citirt.

fallen, je niedrigeren Ranges, je jünger sie ist. Bei den höheren Categorien muß sie aber hoffnungslos schwierig werden, wenn anders sie einigermaßen begründet werden soll. Das hat Nägeli[1]) p. 339 in unübertrefflicher Ironie in dem folgenden Satz ausgesprochen: „In ebenso unfruchtbarer Weise ist es Sitte geworden, einer systematischen Monographie einen Stammbaum beizufügen, wobei bloß die gewonnene systematische Einsicht ins Stammbaumliche, das Räumliche ins Zeitliche, also ein Begriff in einen andern, mit dem er nichts zu thun hat, übersetzt wird.“

Wenn nach Darwins Anschauungen die Arten sich fortwährend verändern, so kommt die Differenzirung derselben doch eben nur durch das Aussterben derjenigen Sippen zu Stande, welche minder günstige Anpassung zeigen. Und wo dieses Aussterben noch nicht Platz gegriffen hat, da finden wir ein chaotisches Gemenge nahestehender Formen nebeneinander, und es ist natürlich gleichgültig, ob wir solche als Species oder als Varietäten bezeichnen. Im anderen Extremfall dagegen haben wir scharf definirte oder gar monotype Sippen, wofür *Welwitschia*, *Ephedra*, *Gnetum*, *Typha*, *Casuarina* Beispiele bieten.

Für Darwins Lehre der Descendenz der Species von gemeinsamen Stammsippen spricht in exquisiter Weise die Möglichkeit der Bastardverbindungen. Da entsteht nun die Frage, ob nicht auch aus solchen Bastarden unter Umständen Species den Ursprung nehmen können, die in ihren Merkmalen die Mitte zwischen beiden Mutterspecien halten. Darwin selbst ist meines Wissens nirgends in eine ausführliche Discussion dieses Fragepunktes eingetreten und Nägeli discutirt diese Möglichkeit zwar, steht ihr aber wesentlich ablehnend gegenüber. Es hat sie aber Kerner[1])[2]) nicht nur vertheidigt, sondern sogar in wohl allzu einseitiger Weise in den Vordergrund gestellt. Er meint geradezu, Bastardirung stelle fast den einzigen Weg dar, auf dem neue Species entstehen. Viel zurückhaltender ist Focke,[1]) der, in Folge seiner Rubusstudien

und anderer, gleichfalls der Ansicht beitritt, daß es hybridogene Species gebe, der aber neben diesen doch durchaus noch andere Entstehungsweisen neuer Sippen gelten läßt. Auch de Vries[1]) steht auf Fockes Boden und hält dessen vermittelnden Standpunkt inne. Im Gegensatz zu Nägeli kann ich für meine Person nicht einsehen, warum nicht unter Umständen Speciesbildung auf Kosten von Bastarden zu Stande kommen sollte. Wissen wir doch, daß es zahlreiche Hybriden giebt, deren Sexualcomponenten kaum irgend welche Schwächung erfahren, die, vollkommen fruchtbar, sich fortpflanzen und erhalten können. Wir wissen ferner, daß den Abkömmlingen solcher Bastarde oft in der zweiten Generation eine große Tendenz zum Variiren innewohnt, und daß dann aus deren Progenies durch menschliche Zuchtwahl Sippen großer Constanz (Culturspecies) erzogen werden können. Man vergleiche hierzu Liebschers[1]) Angaben über Gerstenkreuzungen, von deren Zutreffen ich mich an demselben Objekt (*Hordeum Rimpaui*) durch selbst durchgeführte Versuche im Straßburger Garten habe überzeugen können. Warum sollte nun nicht auch in der Natur der Fall eintreten können, daß eine aus Bastardbestäubung derivirende Sippe, durch günstige Anpassung ausgezeichnet, unter Verdrängung sich ihren Standort erobern, sich fort und fort fortpflanzen, mit einem Wort zur constanten Species werden könnte.

Schon verschiedentlich ist darauf hingewiesen worden, daß bei Darwin oder doch bei seiner Schule das die Veränderung bestimmende Moment wesentlich in dem Wechsel der äußeren Einflüsse liegt. Würden diese durch sehr lange Zeiträume absolut gleichartig sein, so müßte alle Variation aufhören.

Hier setzt nun die Kritik C. Nägelis ein, der der Darwinschen Selectionslehre eine andere eigene Conception entgegenstellt, die die fortdauernde Veränderung der Organismen, die Entstehung von Rassen, Varietäten und Arten dem Verständniß näher bringen soll. Ich sage absichtlich

nicht, „erklären soll“, weil eine wirkliche Erklärung so complexer Vorgänge beim heutigen Stande unseres Wissens unmöglich ist. Nägeli zeigt zunächst, daß allerdings die Modificationen von äußeren Einflüssen veranlaßt werden, daß deren Charactere schwinden, sobald diese, die sie hervorgerufen, aufhören. Er sucht weiterhin darzulegen, daß bei den Rassen und Varietäten in erster Linie ein im Wesen des Organismus selbst gelegener inhärenter Factor maßgebend sein müsse. Denn wenn die äußeren Einflüsse allein etwas derartiges zu bewirken vermöchten, so wäre es z. B. nicht zu begreifen, warum *Rhododendron ferrugineum*, seit der Eiszeit auf Kalk und Granit, in den Hochalpen und den warmen Kastanienwäldern des Südgehänges der Alpenkette wachsend, also unter den verschiedensten äußeren Einwirkungen, sich doch in keiner Weise verändert hat. Wir sehen die Mistel sowohl auf Birken und Pappeln, als auch auf Apfelbäumen und Weißtannen wachsen. Und doch ist die Folge davon keine wesentliche, sicher definirbare Veränderung gewesen. Auf der anderen Seite unterliegen die verschiedenen Äste eines gegebenen Baumes den gleichen äußeren Einwirkungen. Und nichtsdestoweniger treten mitunter an einzelnen derselben auffallende Verschiedenheiten hervor, indem sie buntblättrig werden oder gefüllte Blüthen bringen, wie jener von A. P. de Candolle erwähnte Genfer Kastanienbaum.

Es ist gleichfalls früher schon darauf hingewiesen worden, daß Nägeli die Differenz zwischen Rasse und Varietät aufs schärfste betont, daß er zeigt, wie uns die Thatsachen noch nicht berechtigen, beide, so wie Darwin es thut, als successive Entwicklungsstufen einer Einheit zu behandeln. Beobachtungen lagen damals nur für die Entstehung der Rassen vor, kein Mensch hatte die Entstehung einer Varietät verfolgen können. Ein directer Schluß vom einen zum anderen war deshalb bei der Verschiedenheit beider nicht ohne weiteres berechtigt. Es hält ja, wie Darwin, auch Nägeli dafür, daß die Varietäten einmal aus den Arten durch Variation

entsprungen seien; er thut das aber nur aus der generellen Überlegung, daß wir dazu gedrängt werden, anzunehmen, unsere heutigen Gewächse hätten sich aus früheren, anders beschaffenen entwickelt. So bestreitet er nur die Berechtigung der directen Schlußfolgerungen Darwins, läßt aber Analogieschlüsse, die als heuristische Hypothesen aufzufassen sind, gelten. Er sagt[1]) p. 235: „Die Varietäten lassen sich erfahrungsgemäß nicht von den wirklichen Arten unterscheiden, und wenn wir ihnen eine geringere Constanz zuschreiben als diesen, so geschieht dieß, weil es die Consequenz der Theorie als unabweislich verlangt, nicht weil es durch bestimmte Thatsachen sich beweisen läßt." Nun ist freilich in neuester Zeit das erreicht worden, was Nägeli bei Darwins Argumentation vermißte; der Beweis, daß letztere zulässig und berechtigt, ist durch de Vries,[1]) der zahlreiche neue Varietäten in seinen Oenotheraculturen entstehen sah, wirklich erbracht worden. Denn den Zweifeln an dem Werth der de Vries'schen petites espèces, wie sie sich bei neueren Autoren finden, Plate,[1]) kann ich keinerlei Berechtigung zuerkennen. In dieser Hinsicht also sind wir auf dem schwer zugänglichen Gebiet um einen großen Schritt weiter gekommen.

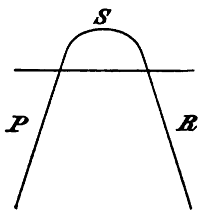
Wie für die Darwins, so sind für Nägelis Deductionen die Rückschläge von ausschlaggebender Bedeutung. An einzelnen Individuen gegebener Rassen sieht man gelegentlich Charactere auftreten, die bei diesen sonst nicht vorhanden, doch der ursprünglichen Stammart zukommen. Solche Charactere sind offenbar bei der Bildung der Rasse nur scheinbar verschwunden, sie sind potentiell erhalten; ihre Anlage persistirt; nur in latentem Zustand. Und auch bei den Species läßt es sich vielfach mehr als wahrscheinlich machen, daß gegebene Merkmale derselben auf dem Wiederhervortreten derartiger Eigenschaften beruhen, die früher einmal in dem Stammvater vorlagen, aber latent geworden waren. So wächst z. B. bei Constantinopel, in der Normandie eine Form der *Primula acaulis,* die statt der gelben rosenrothe Blüthen trägt.

Nun überwiegt bei dem Primelstamm die rothe Blüthenfarbe durchaus, die gelbe kommt nur bei einzelnen seiner Sippen vor, bei einigen Aurikeln nämlich und bei der Section *Primulastrum*. Aber auch in dieser gewöhnlich gelbblüthigen Gruppe haben wir ein paar stets rothblühende Arten, von denen die caucasische *Primula amoena* die bekannteste ist. Man wird also mit einigem Grund annehmen dürfen, daß die Urprimula rothe Blüthen besessen habe, daß die gelbe Farbe spätere Errungenschaft einzelner Descendenzreihen derselben sei. Und dann versteht man alsbald, daß die gelbblüthige *P. acaulis* an gegebenen Punkten ihres Verbreitungsbezirks auf alte rothblüthige Elternformen zurückschlagen konnte.

Wenn also bei der Differenzirung der Art in verschiedene Sippen neue Charactere hervortreten, so ist es immer nothwendig, zwei mögliche Fälle ins Auge zu fassen. Ein solches Merkmal kann nämlich ein ganz neues, es kann aber ebensogut auch ein Rückschlag sein, indem es kürzere oder längere Zeit hindurch bloß latent vorhanden war. Wenn man nun sieht, daß solche äußerlich nicht wahrnehmbare Charactere dennoch der Anlage nach in unsichtbarer Form vorhanden sein können, so liegt der Schluß nahe, daß auch die neuen Charactere schon lange, bevor sie sichtbar hervortreten, vorhanden gewesen sein werden, daß sie sich allmählich in Form unsichtbarer Anlagen herangebildet haben, bis ihnen endlich Gelegenheit zum Hervortreten gegeben wurde. Und dann braucht man sich nicht zu wundern, wenn man einen solchen Character ganz plötzlich in voller Stärke erscheinen sieht, so wie es bei den Rassen seit lange bekannt, wie es nach de Vries[1]) auch bei der Bildung der Arten wirklich geschieht. Acceptirt man das, und was dagegen zu sagen wäre, ist mir nicht recht erfindlich, so haben wir eine Entwicklungsgeschichte nicht nur der Onto- und Phylogenie, sondern auch eine solche der einzelnen Charactere, die in unsichtbarer Form sich vorbilden, auf der Entwicklungshöhe sichtbar werden und endlich wieder in latenten Zustand

zurücksinken. Und wenn dann diese latent gewordenen Merkmale in Form von Rückschlägen wieder erscheinen, so wird das die Folge von Störungen im normalen Verlauf der Dinge sein, die den alternden Characteren von Neuem Raum schaffen.

Alle diese Folgerungen Nägelis haben in neuester Zeit durch de Vries[1]) ihre volle Bestätigung gefunden. Der aufsteigende Ast der hier nach Nägelis Darlegungen gezeichneten Curve wird von de Vries mit dem Namen der Prämutationsperiode bezeichnet, den anderen könnte man zweckmäßig Rückschlagsperiode nennen. Freilich möchte de Vries uns glauben machen, es seien das alles seine eigenen Entdeckungen, und vergißt er vollständig, auf Nägeli hinzuweisen, bei welchem doch die ganze Conception bis ins Detail hinein zu finden ist.



P Prämutationsperiode, *S* Sichtbarkeitsperiode, *R* Rückschlagsperiode.

Wie lange die latent gewordenen Charactere in der Rückschlagsperiode sich halten, ob ihre Anlagen, wie es wohl wahrscheinlich und wie auch Nägeli p. 133 annehmen dürfte, zuletzt gänzlich verschwinden, können wir nicht mit Sicherheit wissen. Jedenfalls besteht die Thatsache, daß dergleichen Rückschläge nach gegebenen Vorfahrenstämmen um so seltener werden, je weiter diese Stämme in der phylogenetischen Reihe zurückliegen.

Es muß nun in Folge der fortschreitenden Veränderung die Summe der sichtbaren und der latenten Charactere offenbar fortwährend zunehmen, zum wenigsten bis zu dem Moment, wo zuerst ein definitives Schwinden solcher eintritt, falls dieser Moment überhaupt erreicht wird, was, wie wir sehen, unentscheidbar bleibt. Die Complication des Organismus muß sich damit also steigern. Und da, wenn überhaupt, doch immer nur die ältesten Characteranlagen schwinden, während deren immer neue hinzukommen, so muß die Organisation in

jedem folgenden Zeitmoment nicht bloß eine andere sein als vorher, ihre Wandlung wird sich auch in bestimmten Richtungen und Bahnen bewegen. Die Summe dieser Bahnen in der Sippe ist deren Phylogenie, unendlich kleine Partialwerthe eben dieser Summe sind die Ontogenien. Eine, mit der Dauer der menschlichen Existenz verglichen, lange, mit der der Phylogenie gemessen, noch immer zu vernachlässigende Reihe von Ontogenien wird als Species bezeichnet.

Es hat Nägeli dieses Fortschreiten der Veränderung von der einfacheren zur complexeren Organisation früher[6]) „Vervollkommnung" genannt; er hat es später,[1]) um Mißverständnissen vorzubeugen, mit dem geeigneteren Namen der Progression bezeichnet. Eine Art, die sich verändert, erscheint in jeder neuen Form nicht nur mit den Attributen der nächstvorangegangenen, sondern sie hat diesen noch neue hinzugefügt. Dabei ist es ganz gleichgültig, wie viele der vorhandenen Charactere sichtbar oder latent sind. Haben wir nun solche als latent zu verzeichnen, die bei der Muttersippe sichtbar waren, so wird der Anschein einer rückwärts gerichteten Veränderung entstehen. *Neottia Nidus Avis* bietet dafür ein geeignetes Beispiel dar. Gewöhnlich entbehrt sie der Laubblätter. In seltenen Fällen ist sie aber mit einer wohlausgebildeten, wenn schon blassen, eiförmigen Laubspreite gefunden worden. Das ist ein offenbarer Rückschlag nach der mit grünen Blättern versehen gewesenen Stammform. Er lehrt uns, daß dieser Character in latentem Zustand persistirt, daß die Organisationscomplication der blattlosen Pflanze zum mindesten die gleiche, wenn nicht eine höhere ist, als die der grüne Blätter tragenden Vorfahrenform. Die Rückläufigkeit der Entwicklungsbewegung ist eben nur eine scheinbare.

Es wurde oben bereits p. 19 ausgeführt, daß nach Darwin die Bildung der Rassen sowohl als die der Species in der Weise verläuft, daß unter dem Einfluß der äußeren Einwirkungen die Individuen variiren. Findet dann un-

gehinderte sexuelle Vermischung unter ihnen statt, so bleibt die Art im Wesentlichen dieselbe, weil alle neu entstehenden Merkmale in Folge wechselseitiger Kreuzung alsbald wieder verloren gehen. Wenn aber in Folge von Zuchtwahl seitens des Menschen oder durch natürliche Auslese seitens des Concurrenzkampfes die Träger der nützlichen, neu erworbenen Eigenschaften die übrigen verdrängen, so werden sie vor geschlechtlicher Vermischung mit den minder angepaßten Individuen mehr und mehr bewahrt und gelangen zuletzt, untereinander gekreuzt und die neuen Charactere erhaltend, allein zur Vermehrung. Auf diese Art wird die Concurrenz zur Ursache der fortschreitenden Entwicklung des Gewächsreichs gestempelt. Das Mittel, durch welches sie wirkt, ist die sexuelle Vereinigung.

Demgegenüber weist nun Nägeli[1]) p. 286 darauf hin, daß unter solchen Umständen die Selection, wenn überhaupt, nur für die höheren Gewächse, die mit Sexualität begabt sind, Geltung haben könne, daß sie bei den niederen, bei welchen diese noch nicht aufgetreten, nicht in Frage komme. Denn wenn hier die Veränderung in einem Individuum begonnen hat, dann kann sie sich ohne Störung durch Kreuzung mit anderen auf dessen Nachkommen vererben und weiterbilden. Die Concurrenz kann dann zwar das minder Existenzfähige vernichten, sie kann aber keinerlei Einfluß auf die Veränderung selbst ausüben.*)

Indem er ausführt, was nach Darwins und nach seiner eigenen Anschauung der Erfolg sein würde, wenn in Folge steter Vergrößerung der Erdoberfläche die Concurrenz ganz mangelte, sagt er p. 286: „Nach der Selectionstheorie müßte

*) de Vries[1]) schreibt, wiederum ohne Nägeli zu citiren, I, p. 150: „Kurz gesagt, behaupte ich somit auf Grund der Mutationstheorie, daß Arten durch den Kampf ums Dasein und durch die natürliche Auslese nicht entstehen, sondern vergehen.“ Man vergleiche dazu den früher citirten Satz Nägelis[1]) p. 285, und man wird sehen, daß er eben dasselbe auch ohne Mutationstheorie bereits aufs schärfste pointirt hatte.



mit dem Auftreten der Geschlechtsdifferenz die Entwicklung der Reiche bei mangelnder Concurrenz aufgehört haben, weil nun eine ungehemmte Kreuzung die organische Welt in einem Chaos festgebannt hätte. Nach meiner Ansicht dagegen würden sich auch bei fehlender Concurrenz alle Organismen, die wir jetzt kennen, gebildet haben, es wäre in der nämlichen Zeit aus der einzelligen Alge ein Eichbaum, aus dem Infusorium ein Säugethier geworden; aber es wären neben den jetzt lebenden Wesen auch noch die Abkömmlinge aller derjenigen vorhanden, welche der Kampf ums Dasein verdrängt und vernichtet hat.“

Und dazu kommt noch, daß Nägeli es auch unter den von Darwin gemachten Voraussetzungen nicht für möglich hält, daß neue Charactere durch vorwiegende Kreuzung bestangepaßter Individuen sich erhalten und steigern können. Er führt in einer längeren, auf dem Princip der Wahrscheinlichkeit fußenden Darlegung aus, daß auf diesem Weg keine wesentliche Veränderung in der Sippe zu Stande kommen würde, daß höchstens der Fortschritt aufgehoben und die Sippe in ihrem jeweiligen Zustand conservirt werden dürfte. Man müßte denn gerade wiederholte, aufeinander folgende Migrationen der weitest abgeänderten Individuen annehmen. Eine einzige solche Migration würde noch nicht einmal ausreichen, denn die Descendenz des migrirten Paares würde, wie er darlegt, wiederum auf eine mittlere Zahl von Individuen extremer und mittlerer Abwandlung, d. h. auf den Typus der Species zurücksinken.

Und schließlich resumirt er seine Ansicht dahin, daß sich die geschlechtlichen Organismen genau wie die ungeschlechtlichen verhalten, und daß der Fortschritt in der Organisation, seinem Wesen nach überall der nämliche, durch die Sexualität eher verlangsamt als beschleunigt werde.

Der Begriff der Progression, wie ihn Nägeli entwickelt hat und dessen Darlegung im Vorstehenden versucht worden ist, widerspricht aber einem Hauptsatz Darwins, nach welchem

die Veränderung in der Sippe durchaus richtungslos sein und nur durch das Hinzutreten der Selection in eine bestimmte Bahn geleitet werden soll. Denn wir sehen, daß progressive Veränderung auch bei den niederen Organismen besteht, bei welchen doch von einer Beziehung der Selection zum Organisationsfortschritt keine Rede sein kann. Diese Progression ist aller Orten maßgebend; was wir als Regression zu bezeichnen gewohnt sind, ist nur ein Anschein derselben, wofür an das oben angezogene Beispiel der *Neottia* erinnert werden mag. Ihr Wesen besteht darin, daß die Organismen stets von einfacherer Organisationsstufe zu steigender Complication fortschreiten, wie diese sich in der stufenweis gesteigerten Gliederung ihres Körpers in Organe, in der hinzutretenden Arbeitstheilung besagter Organe äußert.

Die Differenz der Selectionstheorie und derjenigen der directen Bewirkung, wie Nägeli die seinige nennt, kann man nicht wohl schärfer präcisiren, als es von letzterem[1]) p. 285 geschehen ist. Er sagt, es sei zwischen beiden Theorien scheinbar nur ein kleiner Unterschied; Veränderung und Verdrängung setzen beide voraus, doch sei ihnen die causale Bedeutung beider Processe eine andere. „Nach Darwin ist die Veränderung das treibende Moment, die Selection das richtende und ordnende; nach meiner Ansicht ist die Veränderung zugleich das treibende und richtende Moment."

Bezüglich der fundamentalen Frage, ob die richtenden Kräfte, welche solche Progression bedingen, in der Außenwelt, ob sie in der Natur des Organismus selbst zu suchen seien, stellt sich Nägeli aufs bestimmteste auf den Boden letzterer Alternative. Auf seine aus unserer jetzigen Pflanzenwelt und ihrem Verhalten entnommenen Belege dafür ist schon oben p. 24 hingewiesen worden. Hier mag nur noch eine Erörterung eingefügt werden, mit der er auf das Verhalten denkbarst einfach organisirter Wesen exemplificirt,[1]) p. 12. Tritt nämlich in einem solchen die Veränderung nach verschiedenen Richtungen ein, so kann man die Schritte als

positiv und negativ bezeichnen; halten sich alsdann beiderlei Schritte das Gleichgewicht, so bleiben die Organismen unverändert. Überwiegen die negativen, so führt das zur Zerstörung der Organisation. Beim Überwiegen der positiven dagegen muß diese natürlich sich in Richtung steigender Complication bewegen.

Nägeli sagt nun weiter: „Die beliebige richtungslose Veränderung der Individuen wäre denkbar, wenn sie durch äußere Einflüsse bedingt würde. Denn da diese Ursachen offenbar in keine bestimmte Beziehung zu der mehr oder weniger zusammengesetzten Organisation sich bringen lassen, so müßten sie bald einen positiven, bald einen negativen Schritt bewirken. Wenn aber die Ursachen der Veränderung innere, in der Beschaffenheit der Substanz gelegene sind, so verhält sich die Sache anders. Dann muß die bestimmte Organisation der Substanz einen maßgebenden Einfluß auf ihre eigene Veränderung ausüben, und dieser Einfluß kann, da die Entwicklung zu unterst beginnt, nur in der Richtung nach oben sich geltend machen.“ Er sagt ferner p. 113: „In dem Urplasmatröpfchen des ersten Wesens ist eine bestimmte Beschaffenheit der Substanz vorhanden, welche dadurch, daß sie sich verändert, fernere Veränderungen bedingt und somit nothwendig zum Ausgangspunkt einer ganzen Reihe von verschiedenartigen Organisationen wird.“ Auf p. 289 endlich resumirt er seine Ansicht in folgendem Satz: „Ferner läßt sich aus den unbestimmt, in allen denkbaren Richtungen wirkenden Ernährungseinflüssen der so stetige phylogenetische Fortschritt zu einer complicirteren Organisation nicht erklären.“

Es ist Nägeli nun aber auf der anderen Seite weit davon entfernt, die Bedeutung der äußeren Einwirkungen zu unterschätzen. Da nämlich Ernährung, Athmung, Schwerkraftswirkung etc. nicht ausgeschlossen werden können, so werden sie nach ihm gewiß als ebensoviele Factoren den Gang der Progression beeinflussen. Während nach seiner Ansicht die Progression es ist, die die Organisation und Arbeitstheilung

bedingt, die die früher vereinigten Functionen des Organismus allmählich mehr und mehr in Partialfunctionen auseinanderlegt, so rufen die äußeren Einwirkungen dagegen, sofern ihre Wirksamkeit von genügender Dauer, die Formausprägung im Einzelnen hervor, sie verleihen mit anderen Worten der jeweils gegebenen Organisationshöhe ihre Anpassungsvollkommenheit.

Je nach der Qualität dieser äußeren Einflüsse nun lassen sich zweierlei sehr verschiedenartige Wirkungsformen derselben unterscheiden, nämlich: 1. die unvermittelte Einwirkung und 2. die vermittelte Einwirkung oder der Reiz. Erstere bedingt die früher definirten Modificationen. Hier treten die Folgen der Einwirkung in analoger Weise wie in der unorganischen Natur unmittelbar hervor und ist damit dann der Proceß vollständig beendet, wie denn Helligkeitssteigerung im Allgemeinen die Assimilation erhöht, Mangel an Wasser den Turgor sich vermindern läßt.

Im Fall des Reizes dagegen wird durch die äußeren Ursachen eine Kette innerer Bewegungen ausgelöst, deren Endprodukt keine erkennbare Beziehung zu dem äußeren Eingriff zeigt. Nägeli ist der Ansicht, daß ein Reiz, der nur hier und da, oder nur durch kurze Zeit einwirkt, keine Anpassungsveränderung hinterlassen werde. Die Eiche, sagt er, vererbt von der Galläpfelbildung auf ihre Nachkommen nichts, wenn sie auch zu wiederholten Malen von der Gallwespe angestochen wurde. Er weist also die gröbliche Vererbung äußerer Anstöße, die Vererbung von Krankheiten, Verstümmelungen etc., um die sich auf zoologischem Gebiet so große Kämpfe entwickelt haben, zurück. Gleichwohl ist es aber ganz unrichtig, ihn zu denjenigen Forschern zu rechnen, die die Vererblichkeit äußerer Reizwirkungen leugnen. Denn er hält dafür, daß Reize, wenn sie nur continuirlich und durch längere Zeiträume wirken können, Anpassungen bedingen, die, auf inneren Veränderungen beruhend, bei fortgehender Progression an verschiedenen Individuengruppen in verschiedener Weise zur Geltung kommen, und somit zur

Steigerung der Organisationsdifferenz das Ihrige beitragen. Organisationsvollkommenheit, durch die Progression, und Anpassungsvollkommenheit, durch das Eingreifen der Reizwirkung in die Progression bedingt, sind scharf auseinander zu haltende Dinge. Walfisch und Löwe sind bei gleicher Organisationsvollkommenheit bezüglich der Anpassung sehr verschieden. Man vergl. Nägeli[1]) p. 145 seq. . Es ist denn auch sehr bezeichnend, daß bei Plate[1]) und bei Detto[1]) Nägeli geradezu unter den Lamarckianern figurirt.

Das verschiedene Verhalten der Rassen und der Varietäten erklärt Nägeli durch die Annahme, daß beide verschiedenen Stufen der Progression entsprechen. Bei der Rasse ist die Summe der Charactere gegenüber der der Species, von welcher sie derivirt, nicht vergrößert; die hervortretenden Variationscharactere sind in latentem Zustand auch der Species eigen. Sie können deßwegen an einzelnen Individuen hervortreten, während die übrigen gar nichts davon erkennen lassen.

Bei der Varietät dagegen ist die Progression über die der Mutterart hinaus fortgeschritten; daher deren große Constanz. Dadurch also ist die Species in ihr etwas wesentlich anderes geworden; daher kommt auch die verhältnißmäßig geringe Neigung zur Kreuzung mit jener. Und da alle Individuen der Progression in gleicher Weise unterliegen und durch die äußeren Verhältnisse gegebenen Orts in gleicher oder doch ähnlicher Weise beeinflußt werden, so muß nach Nägelis Ansicht an ihnen allen, soweit sie einen Fundort bewohnen, ein Varietätscharacter oder eine Gruppe solcher ähnlicher Charactere ungefähr gleichzeitig den Ursprung nehmen. Womit denn aber nicht gesagt sein soll, daß sie überall gleichzeitig sichtbar hervorzutreten brauchen. In der Descendenz gewisser Individuengruppen wird also in gegebenem Zeitpunkt die Varietät allgemein vorhanden sein, in den einen Individuen sichtbar und direkt kenntlich, in den anderen noch unsichtbar und latent. Damit stimmt es wohl überein, daß de Vries ein und dieselbe Varietät in seinen Aussaaten zu wiederholten

Malen auftreten sah. Und ferner wird es unter dieser Voraussetzung verständlich, daß Varietäten so oft urplötzlich erscheinen und sich, mit voller Constanz ausgerüstet, als Mutationen im Sinne de Vries characterisiren. Man vergl. hierzu Köllikers[1]) und Korschinskys[1]) Arbeiten.

Einer solchen generellen Varietätsbildung steht nun freilich eine individuelle gegenüber, bei der die Abstammung von einzelnen Mutterindividuen nicht zu bezweifeln ist, sei es nun, daß der Varietätscharacter in der gesammten Descendenz eines solchen oder nur bei einzelnen Tochterindividuen hervortritt. *Capsella Heegeri* (vergl. Solms)[2]) bietet dafür ein gutes Beispiel. Auch sie hat Nägeli[1]) in Betracht gezogen, steht ihr aber ziemlich ablehnend gegenüber, offenbar weil ihm kein bezüglicher sichergestellter Thatbestand vorlag. Er sagt p. 315: „Sollte aber auch dieser Vorgang wirklich stattfinden (ich bezweifle, daß dieß je der Fall ist, weil die Ursachen, welche erbliche Veränderungen hervorbringen, gleichartiger Natur sind und wenigstens auf die große Mehrzahl der Individuen, wenn nicht auf alle einwirken), so dürfte etc.“ und p. 319: „Denn wenn die Sippe unter andere äußere Verhältnisse kommt, so könnten, wenn hierin die Ursache der Veränderung liegt, nicht nur einzelne Individuen, wie es die Selectionstheorie annimmt, sondern es müßten alle oder doch die größte Mehrzahl sich verändern.“ In der That bereitet die Existenz derartiger individueller Varietätsbildung, von Nägelis Standpunkt aus betrachtet, nicht unbeträchtliche Schwierigkeiten. Und so wird denn hier die kritische Prüfung seiner Anschauungen mit Vortheil ansetzen können, wenn erst einmal ein ausgiebigeres Material an brauchbaren Thatbeständen vorliegt.

Fassen wir zusammen, so wird also nach Nägeli bei der Bildung von Varietäten die Summe der Anlagen vermehrt, bei der Rassenbildung ist das nicht der Fall, es wird nur deren jeweiliger Gleichgewichtszustand verändert. Dieser neue Gleichgewichtszustand nun kann sich durch einige Gene-

rationen vererben, er wird aber im natürlichen Verlauf der Dinge in Folge der unbeschränkten Wechselkreuzung bald wieder verschwinden. Freilich ist dabei zu bemerken, daß Nägeli hier von der Möglichkeit der Rassenbildung bei ungeschlechtlichen Organismen gänzlich absieht. Denn es kann bei diesen die Kreuzung keine Zurückführung zur Folge haben. Die gebildete Rasse wird länger andauern können, und es ist nicht zu verstehen, warum nicht aus der Rasse eine Varietät werden sollte, wenn es jener gelingt, sich so lange zu erhalten, daß die Progression in ihr auf eine höhere Stufe gelangen kann. Und ebenso wird, worauf Nägeli gleichfalls nicht eingeht, eine in der Cultur entstandene Rasse in gleicher Weise Varietät- oder Speciesbedeutung erlangen können, sobald sie mittelst künstlicher Zuchtwahl durch genügende Zeitdauer erhalten wird. Freilich werden derart entstandene „Culturspecies“, sich selbst überlassen, mit unendlicher Wahrscheinlichkeit deßhalb aussterben, weil sie dem Kampf ums Dasein mit andern, den gebotenen Naturstandort besiedelnden und diesem angepaßten Gewächsen, nicht wohl gewachsen sein können.

Es ist endlich ein alter, gegen Darwin vielfach erhobener Einwand durch Nägelis Darlegungen in eminentem Maße verschärft worden. Er betrifft die stete Auswahl des Nützlichen durch die Selection. Wenn die Veränderung nach Darwin allmählich in fast unmerklichen Schritten fortschreitet, so konnten die jungen Charactere, die der Selection unterlagen, doch keinen besonderen Nutzen bringen. Man hat stets gefragt: auf welche Weise trifft die Selection unter all' den heterogenen, beginnenden Veränderungen ihre Wahl? Nach Nägelis Conception nun durchlaufen die Charactere zuerst eine lange Periode der Latenz bevor sie hervortreten. Latente Charactere können aber unmöglich irgend etwas für ihren Träger leisten. Und doch treten sie endlich ganz plötzlich und unvermittelt hervor.

Seiner Geistesrichtung gemäß hat sich Nägeli endlich nicht gescheut, die allerletzten logischen Consequenzen seines Gedankengebäudes zu ziehen. Da muß man nun bekennen, daß diese allerdings derart sind, daß sie große Bedenken erregen und den Zweifel wachrufen, seine Conception möge doch wohl den adaequaten Ausdruck der fraglichen Vorgänge nicht an allen Punkten darstellen; sie möge der Kritik vielfache Handhaben bieten. Es ist auf solche Punkte im Bisherigen bereits gelegentlich hingewiesen worden.

Wir haben in unserer heutigen Vegetation überall, nicht bloß *Angiospermen*, sondern auch *Gymnospermen*, *Pteridinen*, *Bryinen*, *Algen*, *Pilze* und niederste, noch geschlechtslose Organismen nebeneinander. Wenn diese alle dem gleichen Descendenzstamm angehören, wenn also das Pflanzenreich monophyletisch sich entwickelte, dann muß man offenbar mit Delage[1]) p. 639 fragen, warum die Progression in dessen verschiedenen Auszweigungen in so verschiedenartiger Weise fortgeschritten ist.

Wir brauchen indeß zunächst so weit gar nicht auszugreifen und können uns vor der Hand an die *Gymno-* und *Angiospermen* halten, die doch, wenn irgend welche Organismen, auf eine gemeinsame Stammsippe zurückgehen. Aus den in diesem Falle glücklicherweise vollkommen genügenden palaeontologischen Befunden können wir schließen, daß die Gattung *Cycas* z. B. sich seit der unteren Trias (Buntsandstein), vielleicht sogar seit viel längerer Zeit, nicht mehr wesentlich verändert hat. Um das nach Nägelis Theorie begreiflich zu machen, giebt es nur zwei Wege. Es könnte nämlich erstens die Progression in der Sippe für lange Zeiträume zu völligem Stillstand gekommen sein. Es könnte zweitens die Progression vorwärts gegangen sein, während die sämmtlichen neu hinzugetretenen Anlagen latent blieben und somit äußerlich nichts geändert wurde. So kämen wir zu dem Paradoxon, daß die heute lebenden *Cycas*arten eine wesentlich andere complicirtere Organisation besitzen würden, als die der Lettenkohle, die

ihnen doch wesentlich gleich beschaffen erscheinen. Man sollte nun erwarten, daß Nägeli dieser letzteren Alternative zuneigen müßte. Er discutirt sie denn auch und sagt unter anderem p. 186: „Es kann daher jene Bewegung nicht stille stehen, noch eine entgegengesetzte Richtung einschlagen, indem dafür die bewirkenden Ursachen mangeln“, und p. 132: „Wir möchten deßwegen erwarten, daß die Erfahrung diese continuirliche Entwicklung bestätige. Nun ist dieß aber bekanntlich dem Anschein nach nicht der Fall, und nach der Darwin'schen Schule soll die Veränderung während langer Zeiträume ruhen und dann in Folge eines inneren oder äußeren Anstoßes von neuem beginnen; so sind viele Arten und Varietäten seit der Eiszeit und länger sich so gleich geblieben, daß wir keinen Unterschied an ihnen bemerken. Dabei bleibt uns nur unverständlich, welcher Natur der Anstoß sein möchte, der nach einem langen Zeitraum plötzlich von innen oder außen kommen soll. Besonders unbegreiflich ist der Anstoß von außen, da ja die äußeren Ursachen fortwährend die nämlichen sind und nicht in einem bestimmten Jahr etwas bewirken können, was sie in tausenden von Jahren vorher nicht zu bewirken vermochten.“

Man sieht aus diesen Sätzen klar, daß er einen zeitweiligen Stillstand der Progression nicht zugeben kann und will. Ein definitives Ende derselben aus inneren Ursachen erscheint ihm aber eben in Rücksicht auf alte monotype Sippen nicht ausgeschlossen; dafür mögen folgende Stellen als Beweise beigebracht werden. Er sagt p. 465: „So müssen wir zu dem Schluß gelangen, daß das Idioplasma sich sehr langsam, aber stetig fortbildet und daß die Organismen dementsprechend in Bau und Verrichtungen immer complicirter werden und ferner, daß, wenn das Idioplasma und mit ihm die Gesammtheit der Entfaltungsmerkmale auf einen Punkt kommen, wo ein weiterer Fortschritt nicht möglich ist, dann die Sippe längere Zeit als es sonst der Fall ist, unverändert fortbesteht, aber nach einer begrenzten Zeit nothwendig zu

Grunde geht", und p. 333: „Die Vervollkommnungsbewegung eines Stammes geschieht nur in einer Richtung und kann leicht einmal früher oder später ein nothwendiges Ende durch innere Ursachen finden. Es ist auch denkbar, daß sie, bevor dieses Ende erreicht ist, zu einer Organisationsstufe führt, welche ihrer Natur nach nicht oder wenig existenzfähig ist. In beiden Fällen muß der Stamm aussterben." Nach diesen Sätzen ist es nun vollkommen klar, daß Nägeli das Verhalten von *Cycas* im Sinne der ersten von beiden Alternativen gedeutet haben würde. Die Gattung müßte also danach bereits seit der Triasperiode, der vollkommenen Stabilität, der Decadence verfallen sein; ihr Aussterben wäre jederzeit zu erwarten. Letzteres ist ja möglich, man fragt sich aber vergebens, wie es kommt, daß eine dem Tode geweihte Sippe sich trotzdem durch so viele Erdperioden hat erhalten können.

Eine solche Auffassung hat nun schon bei dem ins Auge gefaßten Beispiel etwas Gezwungenes und wird manchem mit Recht widerstreben. Ein solches Widerstreben muß aber in noch viel weiter gehendem Maße Platz greifen, wenn man, der gewöhnlichen Ansicht huldigend, die erste Entstehung aller Organismen, durch Urzeugung oder Schöpfung, in die Urzeit verlegt. Denn dann sind z. B. die *Kyanophyceen* und die *Angiospermen* in gleichen Zeiträumen aus den primären gleichartigen Urorganismen entstanden; die Progression jener ist der dieser gegenüber unendlich viel langsamer vorwärts gegangen. Oder es hat, und das erscheint absurd, die Progressionssteigerung in beiden Fällen in gleichem Maße stattgehabt, ist aber bei den *Kyanophyceen* zum weitaus größten Theil nicht aus dem latenten Zustand herausgelangt. Über diese bedenkliche Alternative kommt Nägeli,[1])[6]) da er doch lauter Urorganismen von einfachem, wesentlich ähnlichem Aufbau postulirt, nicht hinaus. Sie ist es, die ihn zu der Annahme nöthigt, daß die Bildung neuer Urorganismen zu allen Zeiten vor sich gegangen sein müsse, wo immer die Bedingungen für deren Entstehung realisirt waren. Wenn

nun solche wiederholte Entstehung von Organismen zugegeben wird; wenn man von der Annahme der einmaligen Entstehung eines Keimes, der strengen Monophylie, abweicht, dann ist nicht einzusehen, warum diese Urorganismen nicht gleichzeitig oder eventuell auch ungleichzeitig in größerer Zahl entstanden sein und sich sonach in analoger Weise weiter gebildet haben sollten. Alle diese Consequenzen zieht Nägeli denn auch und sagt p. 467: „Meiner Ansicht nach haben die Abstammungslinien der jetzt lebenden Pflanzen zu den verschiedensten Zeiten der Erdgeschichte begonnen. Diejenigen der *Schizophyten* sind die jüngsten u. s. f.; die ältesten Abstammungslinien sind die der *Phanerogamen*. Wenn von den in der Urzeit entstandenen Wesen noch Abkömmlinge vorhanden sind, so müssen wir sie jedenfalls unter den höchsten *Phanerogamen* suchen.“ Er denkt aber an die Möglichkeit, daß diese schon längst in Form ausgestorbener Gruppen erloschen sein könnten.

Unter dem Eindruck des Hofmeister'schen Nachweises der Entwicklungshomologie von *Archegoniaten, Gymno-* und *Angiospermen* stehend, dürften wenige Botaniker in der Lage sein, sich diesen extremen Folgerungen anzuschließen.

Immerhin ist soviel sicherlich richtig, daß, wenn man nicht absolut monophyletischen Ursprung des Pflanzenreichs festhält, wenn man also annimmt, es seien in der Urzeit zahlreiche Keime gleicher Art in irgend welcher Weise entstanden, Nägeli Recht hat, wenn er p. 470 sagt: „Die allseitige Blutsverwandtschaft der jetzt lebenden Organismen und ebenso das phylogenetische System sind also in Wirklichkeit nichts weiter als ein schöner Traum; sie können aber wegen der Einheit der gesetzmäßigen Entwicklung, welche durch die ganzen organischen Reiche besteht, in symbolischer Weise als allgemeine Norm gelten, da die Organismen, wenn sie auch praktisch nicht verwandt sind, sich doch im Großen und Ganzen so zu einander verhalten, als ob diese Verwandtschaft bestände.

Kehren wir indessen von diesen abschweifenden, extremen Speculationen Nägeli's, die eigentlich nicht hierher gehören, und nur um den Zusammenhang seiner Exposition nicht zu zerreißen, angedeutet worden sind, zu der die Pflanzengeographie allein interessirenden Frage nach der Veränderung der Species im Einzelnen zurück.

Wenn Nägeli die Nothwendigkeit des πάντα ῥεῖ, auch für das Pflanzenreich, wesentlich theoretisch entwickelt hat, so kommt auf der andern Seite de Vries[1]) das große Verdienst zu, nach dieser Richtung zuerst den Boden der experimentellen Untersuchung betreten zu haben. Es ist ihm in der That gelungen, die Entstehung neuer Varietäten aus gegebenen Muttersippen durch die Beobachtung festzustellen und definitiv zu beweisen. Und da ist es überaus wichtig, zu sehen, wie er auf ganz anderem Weg zu wesentlich ähnlichen Resultaten wie auch Nägeli gelangt. Nur ist, worauf schon mehrfach hingewiesen wurde, vergl. p. 21, 29 adnot. zu bedauern, daß er seinen großen Vorgänger nirgends citirt hat, so daß der Anschein erweckt wird, als sei die ganze von ihm gegebene Conception sein ausschließliches Eigenthum. Wenn die im Bisherigen enthaltene Analyse von Nägeli's Werk vielleicht manchem an diesem Ort zu lang und ausführlich erscheinen sollte, so mag ausdrücklich gesagt sein, daß sie speciell zu dem Zweck gegeben wurde, um die angedeutete Lücke in dem Werk von de Vries soweit thunlich, auszufüllen und darauf hinzuweisen, wie weitgehend die Übereinstimmung beider Autoren thatsächlich ist, wennschon sie sich natürlicher Weise nicht auf alle Punkte erstreckt. Und wenn ich mich bemüht habe, die dort entwickelte Lehre vom Idioplasma völlig auszuschalten, die Nägeli's Werk so schwer lesbar macht, und zu vielen Mißverständnissen Anlaß gegeben hat, so ist das geschehen, um zu zeigen, daß eine zusammenhängende Darstellung seines Gedankenganges über die Entstehung der Arten auch ohne diese Lehre sehr wohl gegeben werden kann. Ich bin zur Überzeugung gelangt, daß die

Conception der Artenentstehung bei ihrem Autor bereits seit langem vorlag, bevor derselbe behufs mechanischer Erklärung der Vorgänge zur Ausarbeitung der Idioplasmahypothese geschritten ist. In dieser Beziehung stimme ich Reinke[2]) p. 170 bei, wenn dieser meint, daß Nägeli seinem richtigen Gedankengang später in der Idioplasmahypothese ein materielles materialistisches Mäntelchen umzuhängen gesucht habe. In der That hat Nägeli[6]) selbst die äußersten Consequenzen seiner Anschauung schon 1856 gezogen, lange bevor er zur Conception des Idioplasma gelangt war. Er selbst freilich würde sicherlich mit dieser reinlichen Scheidung seiner ineinander verwobenen Ideenkreise in keiner Weise einverstanden gewesen sein.

de Vries unterscheidet zunächst sehr scharf zwischen dem was er Variation und Mutation nennt. Erstere, fluctuirend und individuell, ist sehr allgemein verbreitet, sie entspricht den „individual variations“ von Darwin und Wallace. Jeder einzelne Character für sich unterliegt dieser Variation, die nur linear ist, d. h. in der Richtung von + und — erfolgt. Und da nun die Summe der Plusvarianten der der Minusvarianten gleich ist, so kann man, indem man die beobachteten Varianten ihrer jedesmaligen Anzahl nach auf ein Coordinatensystem verzeichnet, eine eingipflige, gleichschenklige Curve construiren, welche, je größer das Material ist, das ihr zu Grunde liegt, um so näher an die Binominalcurve $(a + b)^n$ herankommt. Aber die Lage des Mittelwerthes dieser Curve ist keine ganz absolut bestimmte, sie läßt sich durch Zuchtwahl der extremen Varianten bis zu einem gewissen Betrag verschieben. Und die Verschiebung wird innerhalb dieses Spielraumes durch die sogenannte Regression verlangsamt, obschon sie trotzdem in wenigen Generationen ihr Maximum zu erreichen pflegt. Die Regression besteht darin, daß in jeder der aufeinanderfolgenden Generationen die Abweichung vom Mittel des ursprünglichen normalen Betrags nur ein Drittel der der nächstvorhergegangenen Generation

ausmacht.*) Sie kann eben nur durch Selection erzielt werden und geht, sobald diese aufhört, von selbst in wenigen Generationen gänzlich zurück. Als Beispiele solcher Variation citirt de Vries vornehmlich die sogenannten Cultursorten unserer Landwirthe; das Verhalten des Zuckergehaltes in den Rüben bei künstlicher Zuchtwahl etc., kurz das, was man vielfach als „improvements" bezeichnet findet. Und er sucht den Nachweis zu führen, daß die fluctuirende Variation im Wesentlichen eine Consequenz differenter Ernährung, also von äußeren Ursachen bedingt sei. In dieser Fassung also entspricht sie der Modification Nägelis, mit einer kleinen Erweiterung freilich, insofern die besagten „cultural improvements", die dieser wohl eher zu seinen Rassen gerechnet haben wird, mit eingeschlossen werden.

Die Mutation de Vries andererseits, den „single variations" Darwins, der Heterogenesis Köllikers[1]) und Korschinskys[1]) entsprechend, tritt urplötzlich mit größerer oder geringerer Sprungweite auf. Ihr Wesen ist uns unbekannt, im Innern des ihr unterliegenden Organismus zu suchen. Der neu hervorgetretene Character, einmal vorhanden, weist wechselnde, oft absolute Vererbungsconstanz auf; er unterliegt seinerseits der vorher besprochenen fluctuirenden Variation. Nur auf dem Weg der Mutation, nicht auf dem der Variation entstehen neue Arten oder Varietäten. Und de Vries unterscheidet bei solcher Bildung von neuen Sippen drei Hauptfälle (I, p. 460). Es entstehen dieselben nämlich erstens wenn ganz neue, vorher nicht vorhanden gewesene Charactere in Ein- oder Mehrzahl hinzutreten (progressive Artbildung). Wenn ein solcher Character mit einem früher vorhandenen

*) Die Regression als solche nimmt de Vries als Erfahrungsthatsache hin; worin sie ihren Grund hat, bleibt eine offene Frage. Vielleicht wird man dem näher kommen, wenn sich die Resultate Johannsens[1]) bestätigen, vergl. auch Correns,[1]) auf die hier zur Zeit nicht näher eingegangen werden kann, die aber dahin zielen, die scharfe, von de Vries gezogene Grenze zwischen Variation und Mutation zu Gunsten der letzteren zu verschieben.

derart collidirt, daß nur einer von beiden hervortreten kann, dann überwältigt der neue den alten, der seinerseits latent wird, völlig, er zeigt vollkommene Constanz. In diesem Fall ist aber eine Prämutationsperiode nothwendig, während welcher sich die neue Characteranlage hervorbilden konnte. Wir haben es in dieser Categòrie mit Species oder Varietäten Nägelis zu thun, deren Constanz nach diesem Autor daher rührt, daß bei ihnen ein Fortschreiten der Progression Platz gegriffen hat.

Zweitens aber können sie auch ohne Bildung neuer Charactere, nur durch Latentwerden vorhandener (retrogressive Artbildung) oder durch Wiederactivirung latenter Eigenschaften (degressive Artbildung) entstehen. In diesen beiden Fällen ist eine Prämutation nicht nothwendig, da ja ausschließlich bereits existirende Charactere in Frage kommen. Die auf retrogressivem und degressivem Weg entstandenen Sippen werden bei Nägeli zu den Species resp. Varietäten gehören, falls sie von vornherein constant; sie werden seine Rassen darstellen, sobald ihnen, wie es nach de Vries sehr häufig der Fall, diese absolute Constanz fehlt.

Eine dritte Form der Artbildung, die aus Bastarden, ist von de Vries im zweiten Band seines Werkes ausführlich behandelt. Auch hier sind Mutationen von ausschlaggebender Bedeutung, doch kann auf dieses Gebiet hier nicht weiter eingegangen werden.

Besonders eingehender Untersuchung hat nun de Vries seine degressive Artbildung unterzogen, zu der unzählige Formen unserer Gartenculturen, u. a. auch die allbekannten, mehr oder weniger erblichen Monstrositäten gehören. Hier liegen stets zwei antagonistische Charactere, ein hervortretender und ein latent werdender, im Widerstreit, und es kommt in jedem Einzelfall darauf an, welcher von ihnen die Oberhand gewinnt. In Folge dessen sind dergleichen Sippen von unvollkommener Constanz, es finden sich an ihnen Rückschläge nach der Stammsippe in je nach dem Fall wechselnder, oft sehr beträchtlicher Anzahl. Dazu kommt nun, daß der reac-

tivirte, aus der Latenz hervortretende Character sich in der Regel nicht sofort in voller Ausbildung wie bei den progressiven Arten kundgiebt, daß er vielmehr gewöhnlich nur in Minusvarianten seines fluctuirenden Variationsspielraums sich zeigt, daß er aber dann in vielen Fällen, wenn schon nicht immer, durch Zuchtwahl zu größerer Amplitude gebracht werden kann, und daß er sich auch ohne Selection fortdauernd hält und mehr oder weniger häufig zu Tage kommt, wenn nur fremde Kreuzung hintangehalten wird.

Unter den derartigen degressiven Sippen, die er als Zwischenrassen zusammenfaßt, unterscheidet de Vries die Halbrassen und die Mittelrassen. Bei ersteren ist der neue Character, der mit einem anderen in Antagonismus tritt, schwächer als jener, er zeigt sich selten, ist semilatent. Bei den Mittelrassen sind beide antagonistische Merkmale annähernd gleich stark und activ. Auch diese beiden Categorien hat schon Nägeli unterschieden. Er sagt p. 191: „Unter den entfaltungsfähigen Anlagen giebt es wieder zwei Gruppen, solche mit unausbleiblicher oder nothwendiger und solche mit zufälliger Entfaltung; man kann sie, in Analogie mit der Bezeichnung der auf bestimmten Bodenarten vorkommenden Gewächse entfaltungsstet und entfaltungsvag nennen. Die entfaltungssteten Anlagen kommen in jedem Individuum zur Entwicklung, während die entfaltungsvagen bald latent bleiben, bald manifest werden. Unter den letzteren giebt es übrigens alle Abstufungen zwischen der Entfaltungsstetigkeit und der Entfaltungsunfähigkeit, und man könnte unter ihnen wieder entfaltungsholde und entfaltungsscheue unterscheiden." Wir haben also in den entfaltungsholden Anlagen de Vries Mittelrassen, in den entfaltungsscheuen dessen Halbrassen vor uns.

Weder Halbrasse noch Mittelrasse kann man willkürlich hervorrufen, beide kann man nur erhalten, wenn man sie fertig in einzelnen Pflanzen vorfindet, wenngleich vielleicht nur in der unscheinbaren Form von Minusvarianten ihres Variationsspielraums. Sie werden also durch Mutationen be-

dingt, die im Verborgenen stattgefunden haben [vergl. Moll,[1]) 1902, p. 541]. Demgemäß weichen die bei ihrer graphischen Aufnahme erhaltenen Curven wesentlich von der Variationscurve ab und geben sich als Combinationscurven zu erkennen. Für die Beschaffenheit dieser Curven im Einzelnen, deren Erörterung hier zu weit führen würde, mag auf de Vries[1]) und Moll[1]) verwiesen sein.

Da wo die antagonistischen Charactere von Halb- oder Mittelrassen verschiedener Qualität sind, wie z. B. bei der von de Vries erzogenen gärtnerischen Neuheit, dem *Chrysanthemum segetum plenum*, wo der activirte Character im Auftreten von Zungenblüthen in der Scheibe besteht; da ist die neue Sippe als solche verhältnißmäßig leicht ohne weiteres zu erkennnen. Wenn aber die antagonistischen Merkmale einer und derselben linearen Plus-Minusreihe angehören, wie bei *Trifolium pratense quinquefolium*, dann wird die Entscheidung darüber, ob man es mit einer Mutation oder bloß mit fluctuirender Variation zu thun habe, nur aus der Beschaffenheit der statistisch ermittelten Curven getroffen werden können.

Fragt man nun schließlich nach den wesentlichen Differenzpunkten, die die de Vries'sche Conception von der Nägelis unterscheiden, so zeigt sich, daß es deren viel weniger giebt, als man beim ersten Blick meinen sollte. Der scharfen Unterscheidung von Variation und Mutation, und der dadurch etwas veränderten Fassung von Nägelis Rassenbegriff ist schon im Bisherigen zur Genüge gedacht worden. Jetzt wäre noch hervorzuheben, daß de Vries erstens die Speciesbildung viel schärfer als sein Vorgänger allein auf innere Ursachen zurückführt. Für die Wirkung des „monde ambiant", für das Lamarck'sche Princip, welches Nägeli doch ausdrücklich, wennschon nur innerhalb gegebener Grenzen anerkannte, ist hier gar kein Raum mehr.

In zweiter Linie hat dann de Vries I, p. 139 im Gegensatz zu Nägeli scharf betont, daß die Mutation allseitig statt-

finde und keineswegs in einer bestimmten Richtung erfolge. Auf diese Differenz beider Autoren hat auch Correns in seinem Referat über de Vries Buch (Bot. Ztg. 1902, II, p. 9) nachdrücklich hingewiesen. Mir scheint dieselbe bei alledem von minder durchschlagender Bedeutung zu sein. Denn Nägelis Progression bezieht sich durchaus nicht auf die einzelnen hervortretenden Charactere, sondern auf die Summe aller, auch der latenten Eigenschaften, auf die man aus den im gegebenen Augenblick auftretenden Änderungen doch nicht schließen kann. Sie ist für ihn wesentlich der Ausdruck der absoluten Constanz. So würde eine nach de Vries in den verschiedensten Richtungen mutirende Art, für Nägeli in allen diesen, auch den allerdifferentesten Varianten sehr wohl in der Bahn der Progression, im Fortschreiten zu größerer Complication sich befinden und bleiben können. Das geht ihm schon aus der Thatsache hervor, daß das Neuauftreten von Characteren bei Rassen, die doch der Progression entbehren, gerade so wie bei den Species statthat.

Ganz ähnlich verhält es sich mit einem dritte Differenzpunkt beider Autoren. Wir sehen, daß nach Nägeli die Progression continuirlich ist, daß sie bei de Vries sich in sprungweise abwechselnden Ruhe- und Mutationszeiträumen vollzieht. Denn diese Periodicität, die gewiß vorhanden ist, bezieht sich doch bloß auf die Zeit, in welcher die Charactere sichtbar hervortreten; wie es mit ihrer vorherigen Entwicklung steht, bleibt uns verborgen. Diese kann dabei sehr wohl continuirlich gewesen sein. Daß Nägeli die Sache so und nicht anders verstanden sehen will, ergiebt sich aus folgendem p. 134 seines Werkes zu findenden Satz: „Übrigens ist nicht gesagt, daß jeder Schritt in der sichtbaren Veränderung*) gleich viel Zeit erfordere. Im Gegentheil spricht die Wahrscheinlichkeit dafür, daß periodenweis die äußerlich wahrnehmbaren Schritte rascher aufeinander folgen

---

*) Bei Nägeli stehen diese Worte nicht in gesperrtem Druck.

und mit längeren Stillständen abwechseln etc." So fallen also, wenn man das berücksichtigt, die beiden anscheinend so differenten Anschauungen nahezu zusammen.

Der letzte, allerdings ganz wesentliche und fundamentale Differenzpunkt zwischen den Ansichten Nägelis und de Vries besteht endlich darin, daß de Vries die Vererbungsconstanz nicht für ein wesentliches Attribut des Speciesbegriffes hält, wodurch er sich in Gegensatz zu Nägeli und den „anderen älteren Botanikern" stellt. Deßwegen fehlt bei ihm der Nägeli'sche Begriff der Progression, der die Scheidung von Art und Rasse bestimmt. Jederlei plötzlich hervortretende, äußerlich sichtbare Veränderung ist bei ihm geeignet, eine Species resp. Varietät zu begründen, wenn sie nur irgend welche Erblichkeit aufweist, eine Mutation darstellt. Auf diesem Weg werden dann Sippen von sehr geringer Constanz, Mißbildungen jeglicher Art, ja Individuengruppen, die sich aus mancherlei Gründen gar nicht fortzupflanzen vermögen, zu Specien resp. Anfängen solcher gestempelt.

Es spricht sich de Vries dießbezüglich am schärfsten I, p. 298 aus, wo er sagt: „Die allgemeine Überzeugung von der Constanz der Arten hat dazu geführt, diese Eigenschaft als zum Wesen der Art gehörig zu betrachten. Und von diesem Standpunkt wäre es ein Widerspruch, von nicht constanten Arten zu reden. . . . . Die Mutationstheorie hebt auch diese Schwierigkeit auf. Mangel an Constanz ist offenbar eine der nachtheiligsten Eigenschaften, welche eine Art besitzen kann, und die Selectionslehre, welche ja nur die Ausbildung nützlicher Eigenschaften erklären kann, muß selbstverständlich einen solchen Fall durchaus verwerfen." Es bleibt sehr zu bedauern, daß de Vries sich hier bloß mit der Selectionstheorie, nicht auch mit Nägelis Theorie der direkten Bewirkung auseinandergesetzt hat. Denn daß für letztere die wechselnden, mitunter nicht einmal geringen Erblichkeitsprocente in der Progenies der Rassen, und zumal die Möglichkeit deren Steigerung bei künstlicher Zuchtwahl, eine

recht bedenkliche Schwierigkeit bilden, das ist völlig außer Zweifel.

Trotz aller der noch bestehenden Fragepunkte und Unsicherheiten, die der Fortschritt der Wissenschaft, wie wir hoffen dürfen, überwinden und beseitigen wird, ist es nun nicht zu verkennen, die große Übereinstimmung der auf so verschiedenen Wegen erlangten Anschauungen von Nägeli und de Vries werde die Überzeugung befestigen müssen, daß die Forschung über die Entstehung der Art, mit dem gemeinsamen Princip, welches den Exposés beider Autoren zu Grunde liegt, sich auf dem rechten Wege befindet. Dafür sprechen auch die vielen schönen und überraschenden thatsächlichen Resultate im Einzelnen, durch die de Vries die Wissenschaft bereichert hat.

Das gemeinsame Princip aber, welches die Gedankengänge beider beherrscht, besteht darin, daß das Wesen der Sippe nicht als etwas einheitliches, sondern als eine jeweils gegebene Summe einzelner von einander mehr oder minder unabhängiger Charactere gefaßt wird, deren jeder seine eigene, im Einzelfall näher zu verfolgende Entwicklungsgeschichte besitzt. Es geht ja de Vries auf diesem Weg weit über Nägeli hinaus, er gelangt schließlich dahin, sich weniger mit der Sippe als solcher, als vielmehr wesentlich mit ihren constituirenden Einzelcharacteren zu beschäftigen. Und indem er den alten Begriffen Species und Varietät eine andere Bedeutung unterlegt und die progressiven Mutationen als Speciescharactere, die degressiven als solche von Varietäten bezeichnet, betrachtet er schließlich ein und dieselbe gegebene Sippe, soweit ihre Charactere progressiv, als Species, soweit sie degressiv als Varietät.

Auf diesem, von seinem Standpunkt aus gewiß berechtigten Weg kann ihm indeß die Pflanzengeographie so wenig als die descriptive Systematik folgen. Denn wenn das, was wir Species nennen, durch genaue Analyse auch in immer enger begrenzte Theilcategorien zerlegt werden kann, so bleibt

es doch eben thatsächlich in der durch die Systematik im Wesentlichen festgelegten Form eine Realität, mit welcher gerechnet werden muß, und die man nicht wegdisputiren kann. Wenn es sich darum handelt, den Speciesbegriff zu definiren und zu begründen, so ist es eben mit dessen vollkommener Auflösung, wie sie de Vries zu Stande bringt, nicht gethan.

Und da es nun für unsere pflanzengeographischen Betrachtungen in der Regel gar nicht darauf ankommt, ob die zu behandelnden Sippen in etwas weiterer oder engerer Weise gefaßt werden, vorausgesetzt, daß die Fassung für den Vergleich keine allzu differente ist, so wird man immerhin am besten thun, für diese Zwecke, da wo nicht besondere Gründe fürs Gegentheil vorliegen, von den Sippen niedersten Ranges abzusehen. Man wird in unserer Disciplin auch fürderhin zweckmäßiger Weise den Speciesbegriff in der Form zu Grunde legen, wie wir ihn heute Dank den Bemühungen der älteren Systematik vorfinden.

Nachdem im Bisherigen die Lehre von der Veränderlichkeit der Species in der Zeit in ihrer theoretischen und historischen Grundlage betrachtet worden ist, erübrigt es schließlich, das thatsächliche Material dafür zu überblicken, zu sehen, inwieweit die Entstehung neuer Arten auf Kosten alter, thatsächlich festgestellt oder experimentell verfolgt werden konnte. Reich ist dieses Material bislang noch nicht, man darf aber hoffen, daß es sich bei fortgesetzt darauf gerichteter Aufmerksamkeit rasch vermehren werde.

In erster Linie sind hier die schon oben erwähnten Untersuchungen von de Vries zu erwähnen, die den Formenkreis der *Oenothera Lamarckiana* betreffen. Sie haben ergeben, daß von der ursprünglich allein vorhandenen Mutterform, da wo massenhafte Vermehrung derselben statt hatte, sowohl auf dem Fundort im Freien, als bei der Cultur im Garten, durch sprungweise Mutation neben und zwischen einander, verschiedene ähnliche, aber wohlunterschiedene, constante Sippen ausgegangen sind. de Vries constatirte, daß

manche derselben nur ein- oder zweimal (*Oe. gigas* z. B.) erwuchsen, daß dagegen das Neuauftreten anderer sich sehr häufig wiederholte, wie denn *Oe. rubrinervis* 66 mal, *Oe. oblonga* gar 700 mal selbstständig erschien. Dazu kam, daß derartige oft entstandene Sippen wie *Oe. rubrinervis* nicht immer aus der ursprünglichen Mutterform, der *Oe. Lamarckiana*, entsprangen, daß sie vielmehr auch aus jüngeren, selbst erst vor kurzem per mutationem entstandenen Derivatsippen derselben hervorgingen. Die Constanz, die viele dieser Sippen in der Cultur zeigten, berechtigt uns ohne weiteres, sie als petites espèces (Varietäten Nägelis) zu betrachten. Einzelne beobachtete Rückschläge und eventuelle Neumutationen können uns dabei nicht beirren. Das sind also, soviel wir sehen, Fälle von progressiver Artbildung im Sinne de Vries. Andere Formen freilich waren gänzlich steril oder rein ♀ und konnten demgemäß nicht rein fortgepflanzt werden. Wenn man in solchen Fällen überhaupt von Speciesbildung reden will, so ist das jedenfalls, bezüglich dieser Eigenschaft wenigstens, retrogressive gewesen.

Da nun die Mutanten nicht bloß in den Gartenculturen auftreten, da vielmehr einzelne derselben bereits auf dem Feld sich zeigten, auf welchem die *Oe. Lamarckiana* zuerst beobachtet wurde, so ist de Vries der Meinung, daß die Mutationsperiode bei dieser seiner Mutterart schon früher bestanden habe, und nur bei der raschen Vermehrung der Pflanze am Fundort bei Hilversum besonders deutlich hervorgetreten und deßwegen zur Beobachtung gekommen sei. Wie die Pflanze sich in ihrer amerikanischen Heimath verhält, ist unbekannt und würde, wie de Vries ausführt, dringend eingehender Untersuchung bedürfen.

Für den experimentellen Nachweis des Auftretens neuer Species sind besagte *Oenotheren* de Vries bis jetzt das einzige Beispiel. Aber es giebt noch einige andere Fälle, deren Thatbestand uns in den Stand setzt, gewisse Schlüsse auf die Entstehungsweise der Arten in der Vergangenheit mit

mehr oder weniger großer Wahrscheinlichkeit zu ziehen. Die wichtigsten derselben mögen hier in Kürze erwähnt werden.

Zunächst sei hingewiesen auf das von Wettstein[1][2]) als Saisondimorphismus bezeichnete und von ihm und seinen Schülern bei *Euphrasia*, *Odontites*, *Alectorolophus*, *Melampyrum*, *Gentiana* sect. *Endotricha* studirte Verhalten. Eine ausgedehnte Monographie der *Euphrasien* ergab ihm, daß hier eine Menge von petites espèces vorkommen, die, einander paarweise sehr nahe verwandt, hauptsächlich in der verschiedenen Blüthezeit differiren. Und zwar blüht eine Form des Paares im Frühling und bringt ihre Früchte in den Wiesen vor der Heuernte zur Reife, während die andere erst nachher im Spätsommer zur Blüthen- und Fruchtbildung gelangt. So läßt sich nach Wettstein die gemeine *E. Rostkoviana* in die frühblühende *E. montana* und die späte *E. Rostkoviana* (Wettst.) zerlegen. Und ihr lassen sich andere Artenpaare analogen Verhaltens in größerer Anzahl anschließen.

Ganz ähnliches Verhalten soll nach Sterneck[1]) auch bei *Alectorolophus* Platz greifen. Aber hier sollen es nicht zwei, sondern jedesmal drei Formen sein, die zusammengehören, eine früh- und eine spätblüthige, die auf dem Mähen unterliegenden Wiesen vorkommen, und eine dritte mit mittlerer Blüthezeit, die kurzgrasige Triften der niedrigen Alpen bewohnt. Diese dritte Form soll in der Regel der spätblühenden Parallelart der Ebene näher kommen als der anderen. Inwieweit die Voraussetzungen zutreffen, inwieweit vor allem die Unterscheidbarkeit der verschiedenen Parallelsippen wirklich genügend gesichert ist, kann ich nicht beurtheilen, es darf nicht verschwiegen werden, daß Heinricher[1]) anscheinend wohlbegründete Zweifel daran hegt. Eine solche Gruppe setzt sich z. B. zusammen aus *A. Alectorolophus*, der frühblühenden, *A. patulus*, der spätblühenden, und *A. Kerneri*, der Alpenform intermediärer Blüthezeit.

Nehmen wir nun die betreffenden Parallelsippen als hinreichend begründet hin, so wird es nach Lage der Dinge sehr

wahrscheinlich, daß jedesmal die Spaltung einer Muttersippe in drei einander sehr verwandte petites espèces stattgehabt habe. Wettstein hält das für absolut sicher. Er geht aber weiter und meint, es sei die Form mit mittlerer Blüthezeit die Stammart, oder doch ein ihr sehr nahestehendes Derivat derselben. Auf ihrem von der Heuernte nicht betroffenen Standort konnte diese keinen Einfluß ausüben. Die beiden Parallelarten der Wiesen des Tieflandes seien Schwesterformen, aus jener in Folge des regelmäßig einsetzenden Mähens entstanden, so zwar, daß sich Individuen früher und späterer Blüthezeit bildeten, die dann allein zur Fortpflanzung gelangten, weil alle Pflanzen mittlerer Blüthezeit regelmäßig vor der Fruchtreife vernichtet wurden. In Folge dessen wurde die Differenz der Blüthezeit bei beiden Sippen allmählich fixirt.

Man würde sich nun, wenn das alles zutrifft, diesen Saisondimorphismus auf zwei verschiedene Weisen entstanden vorstellen können. Entweder nämlich haben sich Rassen verschiedener Blüthezeit im Sinne Nägelis in Folge inhärenter Processe, oder, in dem Wettsteins, durch Außeneinflüsse bedingt, entwickelt, die sich halten konnten, weil die Kreuzung verhindert war, und die dann im Laufe längerer Zeiträume, unter Fortschreiten der Progression, fixirt und so zu constanten Arten wurden. Oder es sind sprungweise Mutationen vorhanden gewesen, die, von vornherein constant, nicht erst durch die Heumahd fixirt zu werden brauchten. Das hat de Vries[1]) v. I, p. 66 bereits in aller Kürze mit folgenden Worten ausgesprochen: „Ob aber die betreffenden Arten auf dem Weg langsamer Veränderung oder plötzlicher Umgestaltung entstanden sind, ist damit offenbar keineswegs bestimmt.“

In einer ganz ähnlichen Lage befindet man sich den zahlreichen nahe verwandten, vicarirenden Species gegenüber, die auf verschiedenartige Bodensubstrate beschränkt sind. Für eine derartige Speciesgruppe, *Gentiana* sect. *Thylacites* nämlich, haben wir ganz neuerdings eine eingehende Untersuchung von Jakowatz[1]) erhalten. Er unterscheidet sechs

einander sehr nahe stehende petites espèces, von denen indessen in den Centralalpen nur zwei vorkommen, von denen *G. latifolia* auf Schiefer und Urgebirgsboden, *G. vulgaris* auf Kalk verbreitet ist. Beide zusammen werden ja gewöhnlich als *G. acaulis* bezeichnet. Sie sind zweifellos aus gemeinsamem Stamm entsprossen, und Jakowatz, als Schüler Wettsteins, meint, klimatische Differenzen und solche der Bodenzusammensetzung seien die direkten Ursachen dieser Artspaltung. Das wäre ja an sich nicht unmöglich; die Urform der Gruppe könnte eventuell auf beiderlei Standorten zu Hause gewesen sein, sie könnte sich in zwei Rassen getheilt haben, die verschiedene Bodenarten bevorzugten, und diese würden dann mit dem Fortgehen der Progression zu distincten, constanten Arten geworden sein. Ebenso möglich aber ist die folgende Entstehungsgeschichte. Die Stammsorte besiedelte nur eine der beiden Bodenarten, es traten in ihr Mutationen auf, die sie in eine Artengruppe umbildeten. Ein Einzelnes von deren Gliedern erwies sich befähigt, auch die andere Bodenart zu bewohnen, und da es auf dem ursprünglichen Substrat von der Schwesterart erdrückt wurde, fand es sich allmählich auf jene für sein Vorkommen beschränkt.

Wie hier die differente Bodenqualität als direkte, bestimmende Ursache der Neubildung von Species angesehen wurde, so ist das auch in anderen Fällen ziemlich allgemein geschehen. Man denke nur an das Galmeiveilchen (*Viola lutea var. calaminaria*) und an das *Thlaspi alpestre var. calaminarium* vom Zinkboden des Altenbergs bei Aachen. Hier soll das Zink die Differenzirung der Sippen bewirkt haben. Diese sind indessen von ihren respectiven Hauptarten so wenig verschieden, daß ihre Constanz erst geprüft werden müßte. Und ebenso erfordern ihre Beziehungen zu dem Galmeiboden erst noch genauere Studien. Man vergl. den bezüglichen Abschnitt bei Schimper[1]) p. 104 und die Angaben H. Hoffmanns[1]) über das *Thlaspi*.

Auch bezüglich der hier weiter heranzuziehenden Serpentinfarne, des *Asplenium adulterinum* und des *A. Serpentini*, kann ich trotz Sadebecks[1]) interessanter Studie die Akten noch nicht für geschlossen halten. *A. adulterinum* sah Sadebeck in der fünften Aussaatgeneration, auf Gartenboden, vollkommen auf *A. viride* zurückschlagen, er konnte aber *A. viride* auf ausgesprochenem Serpentinboden selbst in sechs Aussaatgenerationen nicht in *A. adulterinum* überführen. Da möchte ich mich denn vorläufig den Zweifeln Aschersons und Graebeners[1]) anschließen, die im *A. adulterinum* vielmehr einen Bastard von *A. viride* und *A. Trichomanes* sehen möchten, der in Cultur auf dem Wege des Rückschlages wieder die eine Mutterart oder doch eine sehr ähnliche Form producirte. Bei *A. Serpentini* kann freilich von einem Bastard nicht die Rede sein, es stellt eher eine Form des *A. Adiantum nigrum* dar. Es wurde in der sechsten Generation der Cultur auf Gartenerde in Adiantum nigrum übergeführt, aber auch in diesem Fall konnte Sadebeck mit der umgekehrten Versuchsreihe keinen Erfolg erzielen. Und da die Pflanze nicht nur auf Serpentin sich findet, sondern auch auf Granulit vorkommt Ascherson, Graebener[1]) v. I, p. 71, und von Christ[5]) in ununterscheidbarer Form im Jura, also wohl auf Kalk, angegeben wird (*var. serpentinoides*), so dürfte am Ende der Serpentinboden an ihrer Bildung doch unschuldig sein.

Ein Beispiel für Artbildung auf dem Weg der degressiven Mutation (de Vries) mag die von mir[2]) beschriebene *Capsella Heegeri* abgeben. Sie muß, da sie von vornherein absolute Constanz ihrer Charactere zeigte, auch im Sinne Nägelis unzweifelhaft als Species angesprochen werden, was von verschiedenen der von de Vries behandelten Fälle degressiver Mutation, Monstrositäten u. dergl., nicht in dem Maße gilt. Ihr einziger wesentlicher Unterschied von *C. Bursa Pastoris* besteht in einer gehemmten Entwicklung der Kapselklappen, aus der eine eigenthümliche, ganz abweichende Fruchtform resultirt. Diese *C. Heegeri* zeichnet sich auch dadurch aus,

daß sie allem Anschein nach von einem einzigen Individuum der Mutterart ihren Ursprung ableitet. Nichts spricht für ein wiederholtes Auftreten dieser Mutation, wie man doch ein solches nach Nägelis Anschauungen erwarten müßte. In Hinsicht ihrer Constanz dürften von den von de Vries erwähnten Fällen regressiver Artbildung sich, wie gesagt, nur wenige ihr anreihen lassen, nämlich etwa *Chelidonium laciniatum* und das *Linum usitatissimum* mit nicht aufspringenden Kapseln.

IV. Der Standort der Pflanzen.

Der Standort ist ein Begriff, den man wohl in genere definiren, nicht aber oder doch nur sehr annäherungsweise im einzelnen Fall präcisiren kann. Er ist, so wie ich ihn fasse, die Resultirende aus der Wirkung aller der äußeren Einflüsse auf den pflanzlichen Organismus. Dieser äußeren Einflüsse giebt es nun sehr zahlreiche und sind dieselben von sehr differenter Qualität; ihre Bedeutung ist vielfach eine sehr ungleichartige. In Folge dessen wird also die dadurch bedingte Resultirende, einer unzähligen Menge von Combinationen der Einzelfactoren entsprechend, sehr verschiedenartig ausfallen müssen. Wären wir nun über die Wirkungsweise aller einzelnen Außeneinflüsse genau unterrichtet, dann würden wir, auf Grund eingehender Untersuchung, für jeden Einzelfall das Wesen des Standorts bestimmen und festlegen können. Unter den in Frage kommenden Factoren sind aber manche, die wir heute, nach ihrer Bedeutung für die Pflanze, nur in sehr unvollkommener Weise zu würdigen wissen. Und schon deßwegen müssen alle unsere Standortsdefinitionen sehr unvollkommene Annäherungen von ungleichem absoluten und relativen Werth darstellen.

Man kann die Factoren, die den Standort bilden, in zwei Hauptgruppen, die kosmischen und die terrestrischen zerlegen. Erstere umfassen die Strahlung, die uns von der Sonne zugesandt wird, letztere sind der Erde eigenthümlich,

werden aber vielfach von der Strahlung bedingt und regulirt. Diese Gliederung stimmt mit derjenigen, die Schimper[1]) in seinem Buch durchgeführt hat, nicht völlig überein. Denn wenn er klimatische und edaphische Factorengruppen scheidet, so rechnet er zu den ersteren außer der Strahlung auch noch die Wasservertheilung, insoweit wenigstens, als sie durch jene direct beeinflußt wird.

Unbefangener Betrachtung fallen vor allem die kosmischen Factoren der Strahlung als maßgebend für die Pflanzenvertheilung in die Augen. Sie sind es denn auch, die zuerst die Aufmerksamkeit der Begründer der Pflanzengeographie gefesselt haben. Von den terrestrischen wurden zunächst nur wenige beachtet und in zweiter Linie herangezogen.

Es ist von Humboldt und de Candolle die ungleiche Vertheilung der durch die Strahlung bedingten Luftwärme zur Basis der gesammten Pflanzengeographie gestempelt worden. Humboldt hatte zuerst gezeigt, daß die Hauptzüge der Wärmevertheilung mit den Hauptgrenzlinien der Vegetation im Großen und Ganzen zusammenfallen, und daß man, darauf sich stützend, Vegetationsregionen, nicht nur der geographischen Breite entsprechend, sondern auch nach der Höhe über der Meeresfläche unterscheiden könne. Letztere treten überall da deutlich hervor, wo die betreffenden Gebirge zu beträchtlicher Höhe emporragen. Humboldts Ausführungen wurden durch die täglichen Erfahrungen zur Genüge bestätigt. Denn daß hier wirklich die Wärmevertheilung bestimmend einwirkt, das zeigt sich darin, daß wir so vielen Gewächsen anderer Länder bei uns geeignete Existenzbedingungen durch bloße Wärmezufuhr verschaffen können. Daß aber daneben noch andere Momente in Betracht kommen, das lehrt uns schon die ungeheure Schwierigkeit, die der Cultur bestimmter Pflanzen, z. B. der Wüstengewächse, oder derjenigen entgegenstehen, die niedrige Temperatur und gleichzeitig sehr feuchte Luft zu ihrem Gedeihen erfordern.

Die Temperaturgrenzen, innerhalb welcher die Lebensfunctionen der Pflanzen stattfinden können, deren Cardinalpunkte, Optimum, Minimum und Maximum, sind von Fall zu Fall sehr verschieden. Viele höhere Pflanzen erfrieren bekanntlich, sobald die Temperatur unter 0 sinkt, andere, wie *Senecio vulgaris*, gefrieren und wachsen nach dem Aufthauen ruhig weiter. Viele den wärmeren Klimaten angehörige andererseits, sterben schon oberhalb des Nullpunktes. Häufig hängt das gewiß damit zusammen, daß die Pflanze unterhalb eines gegebenen Minimum die Fähigkeit einbüßt, dem Boden mittelst ihrer Wurzeln Wasser zu entnehmen, so daß sie in Folge davon vertrocknet. Kihlmann.[1]) Aber Molisch[1]) zeigte andererseits, daß *Episcia* z. B. bei + 5 ° zu Grunde geht, und zwar auch dann, wenn ihre Transpiration gehemmt ist. Im Allgemeinen liegen die Cardinalpunkte so, daß das Minimum 0—16, das Maximum 26—46 beträgt. Aber die großen *Laminarieen* des Polarmeeres wachsen und fructificiren bei Spitzbergen unter 0°, wie Kjellman[1]) zeigte. Und die *thermophilen Bacterien* weisen das Minimum ihrer Entwicklung bei + 33° bis + 50°, das Maximum bei + 72° auf. In den heißen Quellen endlich kommen *Kyanophyceen* sicher bei + 57°, vielleicht noch bei viel höheren Temperaturen vor.

Es hat jede einzelne Lebensfunction natürlicher Weise ihre eigene Optimaltemperatur, bei welcher sie in intensivster Form verläuft. Wie die Betrachtung von Athmung und Transpiration lehrt, ist indessen das Optimum einer gegebenen Function mitunter dem Leben der Pflanze geradezu gefährlich. Schimper hat deßwegen zweckmäßiger Weise zwischen diesem absoluten Optimum und dem harmonischen Optimum unterschieden. Ersteres entspricht der Temperatur, die die höchste Intensität der Function bedingt, letzteres derjenigen, die mit der für das Leben günstigsten Intensität zusammenfällt. Die Gesammtheit der in einem gegebenen Moment in Frage kommenden harmonischen Optima nennt er das ökologische Optimum. Es stellt wesentlich eine, man

möchte sagen, Compromißtemperatur dar, die, für einzelne Functionen über, für andere unter dem absoluten Optimum gelegen oder mit diesem zusammenfallend, das zweckmäßigste Zusammenwirken besagter Functionen, wie es für das Leben nöthig, verbürgt.

Aber ebenso wie jede einzelne Lebensfunction ihre eigenen Cardinalpunkte aufweist, so ist auch die Lage des ökologischen Optimums für die verschiedenen Entwicklungsabschnitte jeder einzelnen Pflanzenart eine verschiedene. Und daraus ergeben sich große, und im Einzelnen zunächst nicht übersehbare Complicationen. Es tritt die Keimung bei Weizen und Roggen bei + 2°, vielleicht schon tiefer, bei andern Gewächsen, Mais, Kürbis z. B., erst bei + 7,5° ein. Und das weitere Wachsthum der Maispflanze wird sistirt, wenn die Temperatur unter + 15° verbleibt. Wie die Minima liegen, die im einzelnen Fall für den Eintritt in weitere Entwicklungsabschnitte erforderlich sind, z. B. für die Bildung der Blüthen, der Samen, das zu ermitteln ist bisher nicht möglich gewesen. Immerhin geben die Tabellen günstigster Temperaturen für das Forciren der Gewächse, deren eine, den Pfirsich betreffend, von Schimper[1]) p. 51 nach Pynaert beigebracht wird, einen Anhalt dafür, daß nicht etwa eine regelmäßige Steigerung von der Keimung bis zur Fruchtreife statthat. Denn es erweist sich als zweckentsprechend, zu Beginn der Blüthezeit die Temperatur von 15—18 auf 8—12, während der Entwicklung des Fruchtsteins wiederum von 15—18 auf 12—15 herabzumindern. Freilich sind bei solchen getriebenen Pflanzen die übrigen äußeren Einwirkungen, von denen, die bei normalem Verlauf der Dinge obwalten, einigermaßen verschieden, so daß deßhalb bei Berücksichtigung dieser Daten Vorsicht geboten sein dürfte.

Sobald nun für die verschiedenen Entwicklungsphasen ein und derselben Pflanze dergleichen Oscillationen der Cardinalpunkte Platz greifen, dann muß die Beziehung der Temperatur zum Vegetationsgang nothwendiger Weise eine sehr

complicirte werden. Sie wird sich sicherlich nicht in einen einfachen Ausdruck zusammenfassen lassen.

Deßwegen eben ist die sogenannte Phänologie, deren Bestrebungen schon seit dem 18. Jahrhundert, seit Adanson, datiren, nicht im Stande, das zu leisten, was sie leisten will. Sie bemüht sich, den Eintritt gegebener Entwicklungsphänomene, wie die Eröffnung der Laubknospen, die Blüthezeit oder die Fruchtreife, in directe causale Beziehung zu setzen mit den während längerer oder kürzerer Zeit am Standort beobachteten Temperaturen. Und zwar sucht man dabei die Summe der Temperaturgrade zu ermitteln, die der Pflanze von einem gegebenen Ausgangsmoment ab bis zum Eintritt der in Frage stehenden Entwicklungsphase zu Gebote gestanden haben. Es wird dabei in der Regel angenommen, daß diese Temperatursumme wesentlich constant sei, gleichviel ob längere oder kürzere Zeit bis zu besagtem Zeitpunkt verfloß. Nach allem was wir wissen kann es sich aber viel weniger um die Summe der Temperaturgrade handeln, denen die Pflanze ausgesetzt war, als um die richtige, deren Entwicklungsgang adäquate Aufeinanderfolge bestimmter wechselnder Wärmelagen. Denn, wenn wirklich eine so einfache Proportionalität zwischen Temperatursummen und Vegetationsphasen bestände wie man sie suchte, so müßten alle übrigen gleichzeitig in Betracht kommenden äußeren Einflüsse verschwindend gering sein, oder es müßte zwischen ihrer Wirkung und der der Temperatur eine geradezu wunderbare Compensation statthaben.

Da indessen, wie Schimper[1]) p. 469 ausführt, die Wärmevertheilung für die Vegetation ein sehr ausschlaggebender Factor ist, und da die Flora unserer temperirten Zone sich wesentlich im ökologischen Temperaturoptimum befinden dürfte, die sämmtlichen Lebensfunctionen derselben demgemäß harmonisch neben- und nacheinander verlaufen, so wird es in praxi immerhin vielfach nützlich sein können, wenn man die Eintrittszeit der verschiedenen Phasen des Pflanzenlebens

in einem gegebenen Florengebiet mit den daselbst obwaltenden Schwankungen der Wärmevertheilung in Parallele stellt. Für die Beurtheilung der Phänologie vergleiche man Schimper,[1]) O. Drude[3]) und W. Köppen.[1])

Falls also der Entwicklungsgang einer Pflanze und das mit demselben verknüpfte Bedürfniß der Wärmevertheilung mit den Temperaturverhältnissen des Standorts übereinstimmt, dann kann die Pflanze diesen, wenn er sonst geeignet erscheint, bewohnen. Nichtconcordanz ihres Wärmebedarfes mit der gebotenen Temperaturfolge wird sie, selbst wenn diese nur in einem kritischen Zeitmoment eintritt, vom Standort ausschließen. Dabei aber lehrt die Erfahrung, daß es sich hier nicht um ganz absolute Werthe handelt, daß vielmehr bezüglich besagter Concordanz ein gewisser Spielraum bleibt, innerhalb dessen eine Anpassung der Pflanze an die gebotenen Verhältnisse statthaben kann. Und es giebt Pflanzenarten, bei welchen dieser Spielraum ziemlich weite Grenzen aufweist; das sind diejenigen, die sich, wie man zu sagen pflegt, acclimatisiren. Bei diesen tritt denn auch die Fähigkeit, Modificationen (Nägeli) zu erzeugen, vielfach in auffälligerer Weise zu Tage. Als Beispiel solcher eurythermen Pflanzen mögen der Mais und die Birke, *Betula alba*, citirt und auf die hübsche und übersichtliche graphische Darstellung verwiesen sein, die Drude[1]) p. 268 für die Anpassungsfähigkeit der letzteren gegeben hat. Schöne Beispiele von Stenothermie bieten auf der anderen Seite Oltmanns[1]) Untersuchungen, zufolge welcher viele Meeresalgen sich gegen Temperaturschwankungen äußerst empfindlich erweisen. Es ist bekannt, daß im Mittelmeer am Küstensaum, wo in den verschiedenen Jahreszeiten sehr große Wärmedifferenzen im seichten Wasser zu Stande kommen, eine Reihe verschiedener Algenvegetationen einander ablösen. Exquisit stenotherm sind auch *Ulothrix zonata* und der *Hydrurus* unserer Gebirgswässer.

Daß die Verbreitungsgrenzen der einzelnen Species vielfach in allererster Linie von der Art der jährlichen Wärme-

vertheilung bestimmt werde, ist nach dem Gesagten einleuchtend, daß diese aber nicht der einzige dabei maßgebende Factor, das zeigen uns z. B. aufs Anschaulichste die Buche und die Fichte, deren Verbreitungsgrenze im Ostgebiete viel weniger stark gegen Süden geneigt verlaufen würde, setzten ihnen hier nicht allzulange Trockenheitsperioden ihr bestimmtes Veto entgegen.

Daß die Periodicität in der Entwicklung unserer kalttemperirten Baumvegetation mit dem Wechsel der Wärmevertheilung im Sommer und Winter in Beziehung steht, ist gewiß richtig. Nichtsdestoweniger würde man sehr irren, wenn man annehmen wollte, sie sei durch diesen Wechsel der Jahreszeiten hervorgebracht. Denn auch die tropischen Bäume, selbst wenn sie in Gegenden wachsen, die ihnen alle übrigen Lebensbedingungen jeder Zeit bieten, weisen trotz der hohen ihnen dauernd zu Gebote stehenden Temperatur ihre Ruhezeit auf, die freilich oft von kurzer Dauer ist und nicht einmal bei allen Individuen gleichzeitig einzutreten braucht. Die periodische Entwicklung ist den Bäumen allgemein eigen, bei denen der winterkalten Gegenden hat sie sich nur derart mit den Jahreszeiten in Einklang gesetzt, daß es zunächst den Anschein hat, als würde sie wirklich durch diese bedingt.

Bringt man unsere Bäume in Gegenden, in denen zu gegebener Zeit nicht die zur Vollführung der fälligen Entwicklungsprocesse nöthige Wärme herrscht, dann gehen sie zu Grunde. Bringt man sie in solche Länder, wo sie durchweg höheren Temperaturen unterliegen, dann wird in der Regel ihre Periodicität gestört, es treten Verschiebungen der Vegetations- und Ruheperioden ein, die einen mehr oder weniger individuellen Character tragen. Der Pfirsichbaum z. B., nach Madeira verpflanzt, verschiebt seine Blüthezeit derart, daß sie bei einzelnen Bäumen schon im Herbst, bei anderen zu ungleichen Zeiten im Laufe des Winters eintritt. Apfel- und Birnbaum versagen im heißen Klima Javas voll-

ständig, in der kühleren Bergregion fristen sie ihr Leben, verschieben aber Belaubungs- und Blüthezeit in mannigfaltiger Weise, so daß sogar verschiedene Äste desselben Baumes sich verschieden verhalten können [Schimper[1]) p. 266].

Wenn es allein die Winterkühlung wäre, die den Stillstand unserer Vegetation veranlaßt, dann müßten die Baumzweige offenbar jeder Zeit durch Wärmezufuhr, auch unmittelbar nach dem Laubfall, zum Wiederaustreiben gebracht werden können. Daß das indessen nicht möglich, daß eine Ruhezeit abgewartet werden muß, die freilich unter Umständen verkürzt werden kann, das lehrt die Frühtreiberei von Obst und Blumen in unseren Gärten. Und durch A. Fischer[1]) und Askenasy[1]) wissen wir, daß während dieser Winterszeit, trotz anscheinender Vegetationsruhe im Baum, eingreifende chemische Veränderungen vor sich gehen, deren Verlauf einfach hingenommen und abgewartet werden muß.

Welchen bedeutenden Einfluß die bloße Erhöhung der Temperatur, in Folge localer Verhältnisse, auf den Character des Vegetationsbildes einer Gegend ausüben kann, zeigen besonders solche Landstriche, wo durch Zusammentreffen günstiger Umstände locale, begrenzte Gebiete auffälliger klimatischer Anomalie entstehen. Als solche Orte sind anzuführen: die Riviera und die tiefen Thäler der Südalpen, in welchen die italienischen Seen eingebettet liegen. Hier gedeihen Citronenbäume und andere südmediterrane Gewächse, die man erst am Posilipp bei Neapel, um Palermo, wieder antrifft, die aber dem dazwischenliegenden viel kälteren Mittelitalien gänzlich fehlen. Ferner die steile Felsküste Dalmatiens, der Südrand der Insel Wight, die sog. Undercliff, vor allem der Südrand der Krim, der mit südmediterraner Vegetation prangt, während wenige Stunden landeinwärts, wo die localen Bedingungen nicht mehr wirksam, die russische Steppe sich ausbreitet.

Die Bedingungen der größeren Erwärmung sind in allen diesen Gegenden die gleichen, nämlich einmal die starke In-

solation in Folge senkrechten Auftreffens der Strahlung auf die steilabfallenden Berghänge, dann der Schutz, den die vorliegenden Gebirge gegen die kalten Nordwinde gewähren, ferner der Föhncharacter der von der Höhe herabsinkenden Luftmassen, sowie endlich im Winter der die Temperatur erhöhende Einfluß des unmittelbar angrenzenden Meeres.

Ein sehr schönes Beispiel der Wirkung solcher für die betreffende Breite anomaler Erwärmung bietet uns ferner die Westküste Norwegens dar. Diese Anomalie kommt zu Stande in Folge der in höheren Breiten vorherrschenden Westwinde, die im Winter die Wärme des die Küste begleitenden Golfstroms ins Land hineinführen; ein Verhalten, welches sich auf jeder Isothermenkarte in den auffälligen, engen, längs Norwegens Küste gelegenen, nach Nordost gebogenen Schleifen ausspricht. Die sommerliche Wärme wird durch diese vorherrschenden Winde freilich herabgesetzt, immerhin bei weitem nicht in dem Grad, wie die Wintertemperatur gesteigert ist. In Folge davon haben wir an der Küste Wald bis nach Hammerfest hinauf, während dieser in Schweden um mehrere Breitengrade südlicher aufhört. Deßhalb gedeiht die Buche in Norwegen noch bis Bergen (61^{0}), während sie in Schweden nicht über Schonen hinaus (57^{0}) nach Norden geht.

Auch im Binnenland findet man unter Umständen an außergewöhnlich warmen Orten eine entsprechende Änderung im Vegetationskleid. So wachsen im Innthal bei Innsbruck *Ostrya carpinifolia* und *Tommasinia verticillaris* an Stellen, die durch Gebirgsschutz begünstigt werden und starker Insolation ausgesetzt sind. So giebt Kerner[2]) *Anemone apennina* bei Gresden im kleinen Erlafthal, *Cyperus longus* bei Baden in Nieder-Österreich, und *Ephedra distachya* im oberen Vintschgau an.

Aber die Wärmewirkung ist nur eine Seite der Gesammtstrahlung, die uns von der Sonne zugesandt wird. Das Licht hat gleichfalls die größte Bedeutung. Jedermann weiß, daß für das Statthaben der Assimilation eine gewisse Licht-

intensität absolutes Erforderniß ist und daß auch hierfür bestimmte Cardinalpunkte maßgebend sind. Schon die Beobachtung in der Natur lehrt uns, daß diese Cardinalpunkte nicht für alle Pflanzen gleich gelegen sein können. Gewisse Gewächse, Farne z. B. vollenden im tiefen Waldesschatten ihren ganzen Entwicklungsgang, assimiliren also unter Umständen, unter welchen Pflanzen freier Standorte sehr bald aus Nahrungsmangel zu Grunde gehen. Und durch Wiesners[1][2]) Arbeiten wissen wir, daß für unsere Landpflanzen im Allgemeinen weniger das directe, vielmehr wesentlich das diffuse Licht es ist, welches in Betracht kommt. Durch seine photometrischen Methoden hat er feststellen können, bei welchen Bruchtheilen der gesammten Beleuchtungsintensität gegebenen Ortes und gegebener Jahreszeit die verschiedenen Pflanzen ihre Functionen noch in normaler Weise vollführen können. Wie zu erwarten, wurden dabei sehr beträchtliche Differenzen gefunden.

Ebenso wie in Bezug auf die Wärmewirkung, so haben auch hier zweifelsohne die Cardinalpunkte, die für den Vollzug verschiedener Functionen maßgebend werden, sehr verschiedene Lage. Man denke an die Keimung der *Viscum*samen, die nach Wiesner[5]) eine gewisse Lichtintensität erfordert, an die Blüthenbildung von *Mimulus Tilingii*, die nach Vöchting[1]) bei zu geringem Lichtgenuß nicht zu Stande kommt, an die Entwicklung der *Coprinus*hüte, die bei Lichtmangel sistirt wird, Brefeld[1]) v. III, 1877, an die Abschleuderung der Sporangien von *Pilobolus*, die Brefeld[1]) v. IV, 1881 nur am Licht normaler Weise eintreten sah. Man vergleiche die übersichtliche Zusammenfassung von Klebs[2]) p. 140.

Schwächung der Assimilation durch suboptimale Beleuchtungsintensität dürfte in vielen Fällen der Grund sein, warum manche Pflanzen warmer Climate in unsern Gewächshäusern, in denen sie sonst recht gut gedeihen, so schwer oder gar nicht zur Blüthe gebracht werden können. *Clusia flava* z. B. habe ich weder in Göttingen noch in Straß-

burg blühen sehen, obwohl kräftige, alte Exemplare cultivirt wurden; in italienischen Gärten blüht die Pflanze dagegen reichlich. Und wenn *Agave americana* in ihrer Heimath sowie im Mittelmeergebiet in wenigen Jahren zur Blüthe gelangt, bei uns jedoch die doppelte, ja dreifache Zeit und mehr dazu gebraucht, so ist das wohl sicher diesem Moment zur Last zu legen. Und die Laminarieen Spitzbergens, die in der lichtlosen Winterszeit fructificiren, werden das gewiß auch nur auf Kosten der während des Sommers assimilirten Baustoffe zu vollführen in Stand gesetzt sein.

Dazu kommt nun noch als weiteres, die Complication steigerndes Moment die Verschiedenheit der Wirkungsweise von Strahlengruppen verschiedener Wellenlänge. Im Meer sehen wir die rothen *Florideen* bis zu Tiefen hinabsteigen, in welchen ihnen nur noch wenig und ausschließlich blaues Licht zur Verfügung steht. Sie müssen also mit seiner Beihülfe assimiliren können, was den grünen Gewächsen bekanntlich versagt ist. Und Oltmanns[1]) hat festgestellt, daß die minder brechbaren Strahlen dabei nicht etwa schädlich wirken, und daß die Formen der Tiefe auch nahe der Oberfläche wachsen können, wenn nur die Gesammtlichtintensität genügend verringert wird. Sehr instructiv hierfür sind die Angaben Falkenbergs[1]) und Bertholds[1]) über die Vegetation der grotta del tuono bei Neapel, in deren tiefem Schatten *Phyllophora Heredia*, *P. nervosa*, *Bonnemaisonia asparagoides* und andere Formen gedeihen, die unter normalen Verhältnissen im dortigen Golf Tiefen von 50—60 m bewohnen.

Daß auch für den Eintritt der vorher erwähnten Functionen bei Pilzen das blaue Licht allein maßgebend, daß das minderbrechbare unschädlich und indifferent, hat schon Brefeld gezeigt; daß sich das aber unter Umständen auch anders verhalten kann, das lehrt der von L. Klein[1]) untersuchte Fall von *Botrytis cinerea*, bei welchem im Gegentheil die roth-gelbe Spectralhälfte die Bildung der Sporen befördert, während die blau-violette sich nicht etwa indifferent verhält,

sondern einen hemmenden Einfluß ausübt, so daß in Folge dessen bei Tag, wo die entgegengesetzten Strahlenwirkungen sich compensiren, eine Sporenentwicklung nicht zu Stande kommt.

In den arctischen, circumpolaren Gebieten der nördlichen Halbkugel — von denen der südlichen wissen wir noch allzu wenig — in welchen die winterliche Temperaturerniedrigung die Vegetationszeit so außerordentlich einschränkt, wird in den wenigen Sommermonaten noch dazu die Intensität des Lichtes dadurch herabgesetzt, daß die Sonnenstrahlen, ihres schrägen Einfallens halber, viel mächtigere Luftschichten durchsetzen müssen, als in südlichen Breiten, und also einen entsprechend größeren Absorptionsverlust erleiden. Dazu kommen weiterhin die häufigen Nebel des Sommers, die in gleichem Sinn wirken. Aber auf der anderen Seite wird der Lichtgenuß der Vegetation durch die lange Dauer des sommerlichen Tages, der Kürze der Nacht gegenüber, wieder vergrößert, so daß auf diese Weise der Verlust durch die Absorption wieder eingebracht werden dürfte [vergl. Bonnier[3]) et Flahault]. Denn es ist nicht zu bezweifeln, daß die Pflanzen der arctischen Zone die Beleuchtung der hellen Sommernächte für ihre Assimilation ausnützen können. Hat doch Curtel[1]) zu Kongsvold in Norwegen 62,5, noch weit vom Polarkreis entfernt, nachweisen können, daß dort in der Nacht vom 31. Juli zum 1. August in der That Assimilation statthatte.

Daß die Hochregionen der Gebirge analoge, wennschon in keiner Weise identische Verhältnisse im Licht- und Wärmegenuß den Gewächsen darbieten, das ersieht man schon aus der Ähnlichkeit ihres Pflanzenwuchses mit dem der Arctis, die soweit geht, daß zahlreiche Arten als gemeinsame Bewohner beider Regionen registrirt werden müssen. Es kommt ihnen im Hochgebirge dieselbe geringe Lufttemperatur, aber große Lichtfülle während des Tages und starke Körpererwärmung von Seiten der durch Absorption viel weniger als in der Arctis geschwächten Strahlung zu. Dadurch wird in

ähnlicher Weise wie dort eine Compensation für die Kürze der Vegetationszeit geboten. Der Hauptunterschied in den Verhältnissen beider Gebiete liegt nach Bonnier[2]) lediglich in der Discontinuität der Strahlung im Gebirge, dem Wechsel von Tag und Nacht, und in dem größeren Wassergehalt der Luft, der die Arctis vor den Hochgebirgen auszeichnet. Wie weit nun die Anpassungsfähigkeit gegebener Pflanzenarten an veränderte Beleuchtungsverhältnisse geht, das zeigen Bonniers[1]) Acclimatisationsversuche von Ebenenpflanzen im hohen Gebirge. Er cultivirte die Hälften eines und desselben Individuums in der Ebene und auf den Hochlagen der Pyrenäen und constatirte dabei, daß, falls die Pflanzen am alpinen Standort überhaupt gediehen, sie dort ein sehr verändertes Aussehen bekamen, in manchen Fällen (*Arenaria serpyllifolia* z. B.) von annueller zur perennirenden Lebensweise übergingen; daß ferner ihr anatomischer Bau recht auffallenden Modificationen unterlag, die alle auf Vermehrung der Transpiration und der Assimilation in der Zeiteinheit abzielten. Für die Details muß hier auf die Originalarbeit und auf den betreffenden Abschnitt bei Schimper[1]) verwiesen werden. Daß es sich dabei lediglich um Modificationen im Sinne Nägelis handelt, beweisen seine Versuche mit *Teucrium Scorodonia*, welches vom alpinen Standort, auf dem es vier Jahre gelebt hatte, in die Ebene zurückverpflanzt, nach derselben Zeit wieder vollständig auf den Bau der ursprünglichen Ebenenpflanze zurückging und nichts von den Anpassungscharacteren weiterhin beibehielt.

Daß es wirklich das verschiedene Verhalten der Beleuchtung ist, welches den bedingenden Factor für solche Modificationen abgiebt, hat wiederum Bonnier[4]) in einer anderen Untersuchungsreihe bewiesen. Er hat die Pflanzen mehrere Monate hindurch bei electrischer Beleuchtung cultivirt, und zwar wirkte diese auf eine Versuchsserie continuirlich, auf eine andere periodisch mit Intervallen, die der Tag- und Nachtdauer entsprachen, ein. Indem für feuchte Luft gesorgt wurde, suchte er in der ersten Versuchsserie möglichst die

Verhältnisse nachzuahmen, wie sie sich in der arctischen Zone finden. Unter solchen Umständen erzielte er denn in der That genau die Struktureigenthümlichkeiten der Blätter, wie sie diesen in den arctischen Wohnorten zukommen. Und diese kommen im Wesentlichen auf reicheren Chlorophyllgehalt, geringere Differenzirung der Gewebe, mehr oder weniger ausgesprochenes Schwinden der Mesophyllpallisaden hinaus. Besonders instructiv erwies sich die Untersuchung solcher Arten, die in den Alpen und in der Arctis vorkommen, in den Ebenen unserer Breiten fehlen. Sie bieten, der Differenz ihrer natürlichen Standorte entsprechend, je nach ihrer Herkunft anatomische Verschiedenheiten dar. Aber bei Cultur der aus den Alpen stammenden Stöcke in constanter electrischer Beleuchtung boten die neuzugewachsenen Theile sehr bald genau diejenige Beschaffenheit, wie sie für die arctischen Exemplare der Art sich als characteristisch erweist. Die alpine Anpassung konnte unmittelbar in die arctische übergeführt werden.

Die terrestrischen Factoren, deren Betrachtung wir uns jetzt zuwenden müssen, sind sehr mannigfaltiger Art. Einige derselben werden so vollständig von der Sonnenstrahlung bedingt und regulirt, daß man sie direct als ihre Consequenzen betrachten kann. Daher sie bei Schimper[1]) mit dieser zusammen als „klimatische“, bei Drude[1]) als „geographische“, bei Warming[1]) als „atmosphärische“ Factoren figuriren. Als solche wären z. B. die Meeresströmungen zu nennen, deren local erwärmender Bedeutung schon früher p. 64 gedacht wurde, auf deren vielseitige Einwirkung wir weiterhin noch werden zurückkommen müssen.

Vor allem andern gehört aber hierher die Vertheilung der atmosphärischen Niederschläge, die ganz und gar durch die Strahlung bedingt wird. Wasser gebraucht eben jede Pflanze, wennschon jeweils in verschiedener Quantität, und selbst dann, wenn sie länger dauernde Austrocknung zu ertragen befähigt ist. Wir haben schon früher p. 62 gesehen,

wie die Verbreitungsgrenzen gegebener Arten durch die Temperaturvertheilung allein nicht erklärt werden können, wie sie in Folge der verschiedenen Orts differenten Niederschlagsmenge aufs Wesentlichste modificirt werden. Daß die Beschaffenheit der Vegetation einer Gegend mit der Menge und der Vertheilungsweise der Niederschläge in derselben ein wechselndes Gesicht erhält, ist allbekannt.

In seiner Pflanzengeographie hat Schimper in erster Linie auszuführen gesucht, daß es durchaus von der Reichlichkeit und der Vertheilung des Niederschlags abhänge, ob die Gesammtvegetation eines Gebietes sich als Wald, als Grasflur oder als Wüste darstellt. Es ist die Durchführung dessen der Hauptgesichtspunkt, der das ganze Werk durchdringt und beherrscht. Die drei den Gesammtvegetationscharacter bedingenden Klimate werden wie folgt characterisirt. Das Gehölzklima erfordert dauernde Anwesenheit von Wasser im Untergrund, aus dem die im Allgemeinen tiefgehenden Wurzeln schöpfen. Große Häufigkeit der Niederschläge ist nicht nothwendig; woher das Wasser kommt und wie es erneuert wird ist gleichgiltig. Für das Grasflurklima bestimmend ist dauernde oder doch nicht zu lange unterbrochene Feuchtigkeit der oberflächlichen Bodenpartien, in denen die wenig in die Tiefe gehenden Wurzeln sich verbreiten. Die Beschaffenheit des Untergrundes ist von geringer Bedeutung. Da aber die Feuchtigkeit der oberen Bodenschichten durch Verdunstung und capillare Leitung rasch verloren geht, so sind, während der Vegetationszeit namentlich, häufige Niederschläge, wenn sie auch wenig ausgiebig ausfallen, Erforderniß. Sind endlich die Wasserquanta, die zu Gebote stehen, sehr klein, ihre Vertheilung eine sehr unregelmäßige und ungünstige, so daß dabei nur wenige Pflanzen die Bedingungen ihres Gedeihens finden, so haben wir es mit einem Wüstenklima zu thun.

Es hat nun aber Schimper weiter dargelegt, daß diese drei Hauptvegetationstypen nicht unabänderlich sind und nicht immer genau den klimatischen Verhältnissen entsprechen.

Sie erleiden vielmehr in Folge der Bodenbeschaffenheit mancherlei Modificationen. Derartige, den Vegetationstypus ändernde Einflüsse des Erdbodens nennt er edaphische Factoren. Sie können Gehölzbildung in einem typischen Wüstenklima bedingen, wie das bei den Oasen der Sahara mit ihren Dattelpalmen der Fall ist, in welchen der edaphische Factor in unterirdischen Wasserzuflüssen besteht, die von weit abliegenden Gebirgen herstammen. Sie können in weit ausgedehnten Gebieten mit Grasflurklima längs der Flußläufe und Seen die Bedingungen localen Gehölzwuchses schaffen. Sie können endlich dem Pflanzenwuchs so hemmend gegenübertreten, daß keiner der drei Formationstypen in characteristischer Weise zu Stande kommt. Dann wird die Vegetation in erster Linie von diesen edaphischen Factoren in ihrer Eigenthümlichkeit bedingt. Als Beispiele mögen die Dünen, die Salzgefilde, die Fels- und Schuttböden erwähnt werden. Auf die Analyse der edaphischen Einflüsse, auf deren Zerlegung in zusammenwirkende Einzelfactoren wird später eingegangen werden.

Wenn der Pflanze für ihre Lebensfunctionen fortdauernd Wasser zu Gebote stehen muß, so ist es andererseits für sie eine Nothwendigkeit, einen Theil des aufgenommenen Wassers durch Transpiration wieder abzugeben, da sonst die von den Wurzeln aufgenommenen Mineralbestandtheile nicht in der für die Assimilation erforderlichen Menge in die Blätter gelangen könnten. Um in functionsfähigem Zustand zu bleiben, müssen also die Blätter ihre Transpiration den Bedingungen der sie umgebenden Außenwelt entsprechend reguliren. Und da diese, wie uns Gehölz-, Grasflur- und Wüstenklima lehren, sehr verschiedenartig ausfallen, so sind denn auch mannigfaltige Einrichtungen getroffen, die den Blattbau den jeweiligen Eigenthümlichkeiten der Wasserzufuhr anpassen. Man kann in dieser Richtung mit Schimper nach der Beschaffenheit und dem Bau des Laubes hygrophile und xerophile Gewächse unterscheiden, zwischen die sich endlich solche zeitweilig

verschiedenen Verhaltens, die von ihm tropophil genannt werden, einschieben.

Die hygrophilen Pflanzen findet man vor allem in den excessiv regenreichen Gebieten, in denen die Niederschläge möglichst gleichmäßig über die Jahreszeiten vertheilt sind. Die Blätter dieser Gewächse sind so beschaffen, daß sie die Transpiration nach Möglichkeit erleichtern, derselben jedenfalls keine irgendwie merkliche Hindernisse entgegensetzen. Sie müssen, sollen sie anders existiren können, ihren Wasserverlust jederzeit sofort wieder zu decken in den Stand gesetzt sein. Die zarten, rasch welkenden Blätter vieler Farne, zumal der *Hymenophylleen*, der *Caladien*, der *Bertolonien* und *Sonerilen* und vieler ähnlicher Gewächse mögen als Beispiele dienen. Viele von diesen vermögen selbst in der feuchten Luft unserer Gewächshäuser so stark zu transpiriren, daß sie welken, wenn man die sie umgebende Feuchtigkeit nicht noch durch übergesetzte Glasstürze vergrößert.

Nicht alle hygrophilen Blätter freilich sind von so extremer Empfindlichkeit; es giebt deren viele, die ihren Turgor länger zu erhalten vermögen. Aber bei einigermaßen dauernder Trockenheit der Umgebung sind doch auch sie in steter Vertrocknungsgefahr.

Extrem hygrophile Gewächse sind vornehmlich in den Tropen an solchen Punkten zu finden, wo die herrschenden warmen, wasserdampfreichen Passate ans Land stoßen, besonders wo sie dann auf Gebirge treffend emporsteigen, um unter Abkühlung ihr Wasser großentheils niederfallen zu lassen. So z. B. an den hohen Bergen der oceanischen Inseln, am Südhang des Himalaya, in der Hylaea Brasiliens, zumal an dem anstoßenden Ostabhang des Cordillerenplateaus. Auch außertropische Gebiete analogen klimatischen Characters, wie Theile Neuseelands und die südchilenische Abdachung der Anden gegen das Pacificum, verhalten sich ganz ähnlich.

Ein verschiedenes Verhalten der Blätter gegen langandauernden Regen hat Wiesner[4]) uns kennen gelehrt. Er

zeigte, daß dieselben bei gewissen Pflanzen, an sich meist schwer benetzbar, ombrophob sind, in benetztem Zustand rasch zu Grunde gehen, daß sie dagegen in anderen Fällen ombrophil ausfallen, in der Regel leicht benetzt werden und die dauernde Benetzung lange ohne Schaden vertragen. Gleichzeitig wies er darauf hin, daß die Flora des feuchtwarmen Klimas von Bruitenzorg (Java) vorherrschend ombrophile Belaubung aufweist, und daß die, dort immerhin nicht fehlenden, ombrophoben Gewächse alsdann durch besondere Anpassungen gegen die Regenwirkung geschützt zu sein pflegen. Von solchen mag hier nur der Reizbewegungen der *Mimosa pudica* und der merkwürdigen Blätter vieler Leguminosen (*Amherstia*, *Brownea* etc.) gedacht werden, die, in der Jugend entschieden ombrophob, bei der Entfaltung schlaff herabhängen und dem Regen wenig Benetzungsfläche darbieten. Der Schutz gegen Regenbenetzung wird in beiden Fällen in sehr vollkommener Weise erzielt. Immerhin giebt Wiesner zu, daß das nicht der einzige Nutzen sein möge, der für die Pflanzen aus diesen Einrichtungen resultirt. Man begreift leicht, daß die Blätter der obenerwähnten *Hymenophylleen*, *Sonerilen* und *Bertolonien* in höchstem Grade ombrophil, wahre Wasserblätter sind. Wenn nun derartige Blätter beträchtlichere Dimensionen bekommen, dann treten öfters Einrichtungen hinzu, die für rasche Ableitung der überschüssigen Wassermenge sorgen. Andernfalls nämlich würde dieses durch seine Schwere schädigend wirken, würde es auch die doch nothwendige Transpiration leicht allzusehr einschränken. Solche Einrichtungen zur Wasserableitung, wie Träufelspitze, Papillen der Blattfläche, hat Stahl[1])[2]) genauer studirt.

Die xerophilen Blätter auf der anderen Seite sind gewöhnlich, wennschon nicht immer, auch ombrophob. In erster Linie und in characteristischer Ausbildung findet man sie in Gegenden, die der Niederschläge bar sind oder doch nur in seltenen und unregelmäßigen Intervallen verhältnißmäßig unbedeutende Wasserquantitäten erhalten. Solche

Gegenden sind dann Wüsten oder wüstenartige Steppen, die selbst bei extremster Ausbildung dieses ihres Characters des Pflanzenwuchses doch niemals völlig entbehren. Als Hauptbeispiele mögen herangezogen werden: die Sahara, die Wüsten Arabiens und Südpersiens, die Gobi in Centralasien, die Wüsten Sonoras und Nordmexicos, die berüchtigte Atacama endlich, die sich auf der Grenze Boliviens und Chiles über die Anden hinweg bis zu Höhen von 3500 m erhebt. Hier, wo es jahrelang gar nicht regnet, sind die Pflanzen ausschließlich auf den nächtlichen Thau angewiesen, der bei dem Feuchtigkeitsreichthum der Luft dann auftritt, wenn durch Strahlung gegen den heitern Himmel starke Abkühlung Platz greift. Die Pflanzen müssen hier haushälterisch mit dem gewonnenen Wasser umgehen; es sind denn auch in der Regel bei ihnen mancherlei Einrichtungen ausgebildet, die den Wasserverlust durch Transpiration herabdrücken, ihren Vegetationsorganen also den xerophilen Character aufprägen.

In erster Linie ist da die starke Verdickung und Cutisirung der Außenwände der Epidermis zu erwähnen, die die cuticulare Transpiration auf ein Minimum herabdrücken muß. Gleichzeitig wird häufig auch die stomatäre sehr verringert durch Einsenkung der Spaltöffnungen in tiefe Gruben (*Kingia*, *Proteaceen* etc.). Dazu kommen ferner öfters Einrichtungen, die auf das Festhalten des einmal gewonnenen Wassers abzielen, wie die Entwicklung von Wassergewebe in der Blattmitte (*Peperomia*, *Aloë*). In diesem Wassergewebe finden sich dann meist reichliche Schleimmengen, die das Wasser anziehen und nur schwer und langsam wieder abgeben [vergl. Haberlandt[2])]. Oder die Blätter bedecken sich mit einem dichten Pelz von abgestorbenen, trockenen Haaren, zwischen denen alsdann der Luftwechsel verlangsamt und dadurch die Verdunstung herabgesetzt wird. Man vergleiche die Ausführungen von Volkens[2]) und Haberlandt[2]) p. 110. Dazu kommt noch die Bildung ätherischen Öls in den Drüsenhaaren, dessen Dämpfe die strahlende Wärme weniger durchlassen als Luft,

Volkens,[2]) p. 46. Und endlich haben wir sehr allgemein Verkleinerung der transpirirenden Flächen durch Kleinwerden oder frühe Verkümmerung der Blätter, in welch' letzterem Fall die Assimilationsfunction vielfach von Stämmen (*Stapelia*, *Cacteen*), ja sogar von Wurzeln (*Taeniophyllum Zollingeri*) übernommen wird.

Indem bei den Wüstengewächsen sich verschiedene dieser Transpirationsschutzmittel in mannigfaltiger Weise zu combiniren und cumuliren pflegen, kommt es in der Regel zu einer sehr engen Anpassung derselben an die gegebenen Verhältnisse ihres Wohnorts. Jedermann weiß ja, daß *Cacteen*, *Euphorbien*, *Stapelien* der Dürre bedürfen, daß sie reichlichere Wasserzufuhr mit Fäulniß des Wurzelsystems beantworten. Es ist das aber doch nicht in allen Fällen so, und giebt es auch derartige Pflanzen, die im Gegentheil befähigt sind, sehr große Schwankungen des Wasservorraths ohne directen Schaden auszuhalten, bei denen also gerade das Gegentheil der engen Anpassung vorliegt. Ein sehr schönes Beispiel liefert nach Spalding V. M.[1]) der in den Wüsten Arizonas und Sonoras auf weite Strecken die alleinige Vegetation bildende Kreosotstrauch, die *Zygophyllee Larrea mexicana*, der bei reichlicher Wasserzufuhr, stärker transpirirend, sogar besser als bei geringer gedeiht, größere Blätter und viel mehr Früchte liefert; dessen Keimpflanzen sogar im Wasser stehend wachsen können, und der also offenbar nur deßhalb auf die Wüste beschränkt ist, weil ihm andere ihn überwuchernde Pflanzen mit größeren Ansprüchen dorthin nicht zu folgen vermögen.

Wenn wir nun sehen, daß Xerophyten in erster Linie für Wüsten und Steppen characteristisch sind, so kommen dieselben doch auch in den anderen Vegetationsformationen reichlich vor. Selbst in den feuchtwarmen Tropengegenden wird die Transpiration zu Zeiten, zumal im directen Sonnenschein, eine so hohe, daß Schutzmittel gegen sie nützlich werden können. Haberlandt,[1]) der im Schatten untersuchte,

fand sie freilich in Westjava weit geringer als bei uns, aber Wiesner zeigte, welchen Schwankungen sie unterliegt, wenn Schatten und Sonnenschein berücksichtigt werden. So transpirirte nach Wiesner [Burgerstein[1])] eine Reispflanze in Buitenzorg in der Stunde 0,81 g Wasser als der Himmel bedeckt war, in der vollen Sonne dagegen 10,57 g. Vergleiche die Ausführungen Schimpers[1]) p. 258. Als feuchttropische Xerophyten wird man manche *Palmen*, *Pandanen*, viele *Ficus*-arten mit dicken, lederigen Blättern ansprechen. Bei den erwähnten Feigenbäumen wird das dadurch ad oculos demonstrirt, daß man sie ebensogut wie im feuchtwarmen Java in Gebieten mit langen Trockenperioden gedeihen sieht, wenn nur ihren Wurzeln Bodenwasser zur Verfügung steht. Sie wachsen vorzüglich in den Gärten um Algier, sie bilden noch im saharischen Klima von Biskra die schönsten schattigen Stadtpromenaden.

Aber besonders dann tritt in den feuchtwarmen Tropengebieten Xerophilie in exquisiter Weise hervor, wenn es sich um Gewächse handelt, denen die Aufnahme von Wasser aus dem Substrat erschwert oder unmöglich gemacht ist, wie das z. B. bei den tropischen Epiphyten der Fall, deren Biologie von Schimper[4]) in so meisterhafter Weise aufgeklärt wurde. Er zeigte in überzeugender Weise, wie sie in Folge ihres großen Lichtbedürfnisses aus der Bodenvegetation der regenreichen Waldgebiete sich entwickelt haben; daß sie deßwegen, den Boden verlassend, auf die Bäume hinaufstiegen, um oben in den Kronen sich am Licht zu entfalten. Dabei mußten sich denn für Wasser- und Nahrungsgewinnung gar mancherlei differente Anpassungsreihen ausbilden. Während die Wurzeln von *Clusia*, *Aroideen* und *Ficus* unter extremer Verlängerung den Boden erreichen, um dort zu schöpfen, schmiegen sich Farne und *Orchideen* dicht an die Baumzweige an, sich mit der Gewinnung des an diesen herablaufenden Wassers begnügend. Und gar bei den epiphytischen *Bromeliaceen* verkümmern die Wurzeln zu bloßen Haft- und Klammer-

organen; die Wasseraufnahme wird den Blättern übertragen, die zu diesem Behuf, theils über und über, theils wenigstens an ihrer Basis mit eigenthümlich construirten, absorbirenden Schildhaaren besetzt sind. Wie diese functioniren, ist neuerdings durch Mez[1]) klargelegt worden. Je mehr nun die Pflanzen in die Baumkronen ans Sonnenlicht emporgestiegen, je mehr sie specialisirt und für ihr Wasserbedürfniß ausschließlich auf den Regenfall angewiesen sind, um so nothwendiger erscheinen für sie xerophile Schutzvorrichtungen der Vegetationsorgane. Das spricht sich in den succulenten Blättern, den Luftknollen der *Orchideen*, in den derben Cuticularbildungen der rosettenwüchsigen *Tillandsien* aus. Und nachdem besagte Xerophilie einmal entstanden war, konnten derartige Gewächse sich, das Regenwaldgebiet verlassend, auf Bäume und Felsen angrenzender viel trocknerer Gebiete verbreiten. Sind doch die Epiphyten der Savanen Südamerikas zu einem großen Theil mit denen des Regenwaldes identisch oder doch nahe verwandt. Man vergleiche hierzu das bei Schimper[1]) p. 213 seq. und p. 339 seq. Gesagte.

Eine ganz eigenthümliche Anpassungsform, die manchen Epiphyten zukommt, besteht in der Entwicklung von Wassersäcken an den Blättern, wie sie Treub[2]) für *Dischidia Rafflesiana* beschrieben hat, wie sie bei den *Iungermannieen* sehr verbreitet vorkommen, zumal in Fällen, wo diese auf glatten Stammrinden oder auf Blättern wachsen, wie das bei vielen tropischen Formen, *Lejeunia*, *Colura*, *Polyotus*, der Fall. Auch in unserer Flora haben sich eine Anzahl derartiger Species erhalten, es mag nur an die gewöhnliche *Frullania dilatata* und *F. Tamarisci* erinnert werden.

Auch in der gemäßigten Zone kommen nicht wenige typische Xerophyten vor. In dem südlichen Abschnitt derselben, der Mediterranzone, wo die Vegetationsruhe mit der sommerlichen Hitze zusammenfällt, haben wir die bekannten lederblättrigen, immergrünen Gehölze, den Ölbaum, den Lorbeer, *Arbutus*, *Ericeen* u. a.; bei uns im Norden, wo die

Winterkälte die Vegetation sistirt, sind es die immergrünen Nadelhölzer, die Stechpalmen, das Haidekraut und die Preißelbeere, die sich so verhalten. Viele Gräser (*Lygeum Spartum, Macrochloa tenacissima*, manche *Festuca*arten) zeigen Blätter, die, an der oberen Seite mit Assimilationsparenchym ausgerüstet, eigenthümliche Einrichtungen besitzen, die es ihnen gestatten, sich bei Trockenheit derart zu rollen oder zusammenzufalten, daß dieses zarte Gewebe völlig verborgen und ringsum durch die Sclerenchymbeläge der Unterseite geschützt wird. Man vergleiche die Angaben von Duval Jouve[1]) und Tschirch.[1])

In der Arctis endlich und in der alpinen Region der hohen Gebirge fehlt es auch nicht an Pflanzen typisch xerophilen Characters, selbst an solchen Orten, wo der Boden reichlich bewässert erscheint. Die Hochmoore und die von kaltem Gletscherwasser berieselten obersten Thalböden mögen als Beispiele citirt sein. Hier wird durch die Intensität der Bestrahlung, durch die Wirkung der häufigen Winde die Transpiration gesteigert. Die Wurzeln aber werden durch die niedere Temperatur des umgebenden Bodens zeitweilig an der Wasseraufnahme gehindert. So würden die betreffenden Pflanzen ohne Schutzvorrichtungen leicht der Vertrocknung anheimfallen. Hierfür hat Kjellman[1]) ausgezeichnete Beispiele angeführt. Er erklärt auf solche Weise die Menge xerophiler *Ericeen*, die die Moore des hohen Nordens bewohnen. Zu der derben Ausbildung der Blätter, der starken Cutisirung ihrer Epidermis, tritt häufig noch Microphyllie, Wollhaarigkeit, Verkürzung der Stengelinternodien, sowie compacter, rasenartig zusammengedrängter Wuchs der ganzen Pflanze hinzu. Viele Beispiele bringt Schimper[1]) in den Capiteln über die Arctis und über die Gebirgsfloren bei, hier mögen nur die Schafpflanzen Neuseelands (*Raoulia*), die *Loricarien* und *Azorellen* der Cordilleren, *Azalea*, *Aretia*, *Saxifraga Vandelli* und *S. caesia* unserer Alpen, die *Andromeden*, *Diapensien* und *Draben* der Arctis angeführt werden.

Als tropophil bezeichnet Schimper[1]) solche Gewächse, welche sich in verschiedenen, durch den Wechsel der Wasserversorgung characterisirten Jahreszeiten different verhalten, in der einen, ihren Vegetationsfunctionen günstigen, hygrophil, in der andern, ungünstigen, xerophil ausfallen; gleichviel, ob die Ungunst der Periode durch dauernde Trockenheit oder durch zu niedrige Temperatur zu Stande gebracht wird. Solche Tropophyten finden sich vornehmlich in der Arctis und in den extratropischen Waldgebieten, wo die Winterkälte die Vegetation unterbricht. In den Tropen sind sie nur dort in größerer Menge vorhanden, wo große jährliche Trockenheitsperioden mit solchen reichlicher Niederschläge abwechseln. Dieselben Umstände sind es, die sie in dem Gebiete der extratropischen Waldregion mit Steppencharacter so sehr überwiegen lassen. Und in den Gebirgen der wärmeren Länder bezeichnen sie die Alpenregion, in welcher regenreiche Sommer und kühle Winter abwechseln, von der oberen Grenze des Baumwuchses bis zu der wüstenähnlichen Gipfelzone ansteigend. Gerade wie die Ausbildung der Xerophilie verschiedene Wege geht, so auch die Tropophilie. Da haben wir vor allem die Bäume mit winterlichem Laubfall, die in belaubtem Zustand hygrophile, entlaubt xerophile Anpassung darbieten. Dabei ist es gleich, ob wir in unsere Wälder gehen oder in die Catingas Brasiliens und ähnliche Gebiete der Tropenzone. Wir haben ferner die perennirenden Stauden, die in der günstigen Jahreszeit ihre Triebe entfalten, die ungünstige mit Hilfe ihrer im Boden steckenden Grundachsen in Ruhe überdauern. Ganz besondere hierher gehörige Anpassungen an kurze Vegetationszeit und lange Ruhe stellen bekanntlich die Zwiebel- und Knollengewächse dar, die ihre Hauptverbreitung in den Steppengebieten haben, zumal Südafrikas Flora einen ganz besonderen Reiz verleihen. Und wenn wir von diesen auch in unserer Flora eine nicht ganz geringe Anzahl vorfinden, wo doch die klimatischen Bedingungen ihrem Vorhandensein gar nicht entsprechen, so dürfte sich das aus

historischen Gründen erklären. Sie können nämlich in früherer Zeit mit dem bereits erworbenen Character eingewandert sein, sie können auch in loco entstanden sein, im Falle der jetzigen, Perioden anderen klimatischen Zuschnitts, die solches begünstigten, vorangegangen sein sollten. Jedenfalls ist die Anpassung dieser Zwiebelgewächse eine sehr vollkommene, ihre Vegetation entfällt auf eine kurze Jahresperiode; hiernach wird alles plastische Material in die Zwiebel befördert, die von trockenen Schalen umhüllt und tief in den Boden vergraben, während der langen Ruheperiode den neuen Trieb heranbildet, damit dieser sich, sobald die Verhältnisse günstig werden, entfalten kann.

Exquisite Tropophyten in Schimpers Sinn sind endlich die Annuellen, die ihre ganze Entwicklung im Laufe einer Vegetationsperiode erledigen, die ungünstige Jahreszeit aber in Form der ruhenden Samen überdauern. Ihrer Masse nach gehören sie den gemäßigten Zonen an. Wenngleich sie in den Tropen nicht fehlen, so werden sie doch von der mehrjährigen Vegetation sehr zurückgedrängt. Und wenn sie auch in der Arctis und in den Hochgebirgsfloren kaum oder gar nicht zur Geltung kommen, so hat das seinen besonderen Grund in dem Umstand, daß ihnen Stauden mit überwinternden Rhizomen, bei der Kürze der möglichen Vegetationszeit, weit überlegen sind, da sie die vorhandenen Blätter und Wurzeln nur auszustrecken brauchen, die andernfalls bei der Keimung der Samen unter Zeitverlust erst gebildet werden müssen.

In dem Bisherigen ist scharf zwischen hygrophiler, xerophiler und tropophiler Anpassung unterschieden worden. Es liegt aber in der Natur der Sache und ist auch von Schimper gebührend hervorgehoben worden, daß wir es hier so wenig wie sonst mit absoluten Begriffen zu thun haben, daß zwischen den extremen Fällen durch eine große Zahl minder ausgeprägter vermittelt wird, und daß es demgemäß viele Pflanzen in allen Klimaten giebt, deren Einreihung zur einen oder zur

andern Categorie zweifelhaft bleibt. Das spricht sich ganz besonders auch darin aus, daß viele Pflanzen die Fähigkeit haben, je nach Bedürfniß ihre Blätter verschieden auszugestalten, wofür zunächst auf die schon oben p. 68 erwähnten Untersuchungen G. Bonniers verwiesen sein mag. Und daß diese Fähigkeit nicht bloß der Lichtwirkung gegenüber, sondern auch in anderen Fällen zur Geltung kommt, das zeigen die beträchtlichen Structurdifferenzen, die öfters hervortreten, je nachdem man eine Pflanze in trockener oder feuchter Luft cultivirt, wie das Lothelier[1]) gethan hat. In der feuchten Atmosphäre wurde dann hygrophiler, in der trockenen xerophiler Bau angestrebt, wobei *Ulex* z. B. unter Verschwinden der Dornen und Vergrößerung der Laubblätter in feuchter Luft einen ganz abweichenden Habitus, und unter Zurücktreten des Sclerenchyms auch einen sehr abweichenden Bau bekam. Eines der schönsten Beispiele aus der freien Natur hat Stahl[3]) zuerst genauer studirt. Er zeigte, daß die im Schatten geschlossener Bestände erwachsenden Blätter der Rothbuche sich wesentlich von denen unterscheiden, die am Licht in der Baumkrone zur Ausbildung gelangen. Erstere sind dünn und weich, leicht welkend, augenscheinlich hygrophil, ihr Gewebe bietet weite Intercellularen des Schwammparenchyms, die Pallisaden sind schwach und in einfacher Schicht entwickelt, die Epidermis ist dünn. Die andern dagegen, dicker, derb und resistent, sind wesentlich xerophil, mit dicker Oberhaut, gedrängten, mehrschichtigen Pallisaden und mit einem Schwammparenchym versehen, dessen Intercellularen eng und spärlich ausfallen. Inwieweit hier differente Lichtintensität und verschiedener Feuchtigkeitsgehalt der Luft zusammenwirken, wird noch näher untersucht werden müssen. Das aber hat Nordhausen[1]) nachgewiesen, daß die Einwirkung nicht eine directe ist, sondern einen die Pflanze treffenden Reiz darstellt, der die fragliche Erscheinung als Nachwirkung nach sich zieht. Einen ähnlichen Thatbestand giebt auch Boodle[1]) für *Pteris aquilina* an.

Für die Hochgebirgspflanzen, im Gegensatz zu denen der Ebene, könnte man geneigt sein, einen characteristischen Standortsfactor in der gegen die Höhe abnehmenden Luftdichtigkeit zu finden. Daß dieser Factor indirect zur Geltung kommt, insofern er die Bestrahlung verändert, haben wir ja bereits gesehen. Aber eine directe Bedeutung scheint demselben nicht zuzukommen. Denn wir können die an die höchsten Gebirgsregionen gebundenen Pflanzen vielfach recht wohl in den Gärten der Niederung cultiviren, wo sie viel höherem Partialdruck der in Betracht kommenden Gase unterliegen. Und bei gewissen Arten, die solcher Cultur Schwierigkeiten bieten, sind dafür sicherlich andere Momente bestimmend.

Außerdem haben Experimente mit verschiedenen Pflanzen ergeben, daß zwar eine Steigerung des Partialdruckes des O auf mehrere Atmosphären schädliche Wirkungen ausübt, daß also dießbezüglich jedenfalls ein Optimum besteht, welches niedriger als bei einer Atmosphäre gelegen sein dürfte, daß auch Verstärkung des Partialdruckes der CO_2 deletäre Wirkungen hervorbringt, daß das alles aber für die Pflanzen nicht in Betracht kommt, weil derartige Druckdifferenzen an unserer Erdoberfläche nicht existiren. Auf der anderen Seite ergab sich ferner, daß gewöhnliche Pflanzen noch freudig wuchsen, wenn der O-Druck auf 3—5 mm Quecksilber herabgesetzt war. Und da nun in der Höhe von 6000 m (bei 0^0 und 760 mm am Meer) der gesammte Luftdruck noch 343 mm, der Partialdruck des O noch 85 mm beträgt, in einer Höhe also, wo der Pflanzenwuchs practisch so ziemlich aufhören dürfte, so scheint es, daß auch nach unten die Druckverhältnisse auf unserer Erde sich durchaus innerhalb der für das Pflanzenwachsthum zulässigen Grenzen halten. Man vergleiche hierzu Pfeffer, Pflanzenphysiologie ed. II v. II p. 131; Schimper[1]) p. 78.

Einen viel wichtigeren Factor bilden die Bewegungen in dem die oberirdischen Theile der Pflanzen umgebenden Luftmeer. Auch hier sind indirecte und directe Wirkungen zu unterscheiden. Erstere, z. B. die Steigerung

der Transpiration, die durch den Wind veranlaßt wird, führt nach Kihlman[1]) in Russisch-Lappland den Tod der Bäume herbei, weil diese den dadurch bedingten Wasserverlust aus dem kalten Boden nicht rechtzeitig und zur Genüge zu decken vermögen. Sie wird also zu einem den Verlauf der Baumgrenze bestimmenden Moment. Aber auch die directe Druckwirkung des Windes vermag dem Baumwuchs ein Ziel zu setzen, denselben wenigstens sehr wesentlich zu beeinträchtigen. Als Beispiel sei die Insel Sark (Normannische Inseln) erwähnt, auf deren Plateau die Bäume nur in den windgeschützten Vertiefungen gedeihen, sich mit ihren Kronen niemals höher als bis zur Grenze dieses Schutzes erhebend. In Seeland und Jütland andererseits finden sich vielfach niedrige Büsche, deren Zweige alle in eigenthümlicher Art horizontal in der Windrichtung ausgestreckt werden [vergl. Schimper[1]) p. 86]. An den Westrändern der jütischen Buchenwälder gestalten sich diese, gesellig auftretend, zu den sogenannten Porken; sie bilden dichte, heckenartige Verhaue, die den dahinterliegenden, normalen Wald vor der Windwirkung schützen, indem ihre horizontalen Kronen, gegen die Windschutzseite allmählich ansteigend, einen abgeschrägten Deckmantel darstellen. An der Westküste Norwegens sind die Kronen der Bäume vorwiegend gegen Osten hin entwickelt, weil sie so dem herrschenden Wind abgewandt sind. Und dementsprechend haben denn auch die Stämme keinen kreisförmigen Querschnitt, sie wachsen vielmehr excentrisch, wobei die breitere Seite der Jahresringe wiederum gegen Osten gekehrt wird.

Was für die Mehrzahl aller Pflanzen die Luft, das ist für die Wassergewächse das Wasser, ausschließlich soweit sie ganz untergetaucht leben, nur theilweise soweit sie Blätter und Blüthen über die Oberfläche emporheben. Dichtigkeitsdifferenzen, deren mögliche Einwirkung auf die Gebirgspflanzen vorher wenigstens erwähnt werden mußten, kommen hier eo ipso nicht in Betracht. Die Wirkungen von Licht und Temperatur auf die Wasserpflanzen haben schon früher p. 61, 66 ihre

Besprechung gefunden. Von denen der im Wasser gelösten Stoffe wird später die Rede sein. Aber einen nicht unwesentlichen Factor bilden die Bewegungen desselben, dessen an dieser Stelle noch mit ein paar Worten gedacht werden muß. Schon in unseren Flüssen und Teichen bewirkt der Unterschied zwischen Strömen und Stagniren einen bedeutenden Unterschied der bewohnenden Vegetation. *Ranunculus fluitans* und *R. aquatilis* bieten dafür ein allbekanntes Beispiel. *Isoëtes* vermeidet Gewässer mit Strömung von einiger Intensität durchaus. Die *Podostemaceen* der Tropenländer aber gedeihen am besten in den Wasserfällen und klammern sich aufs festeste an ihre Gesteinsunterlage an, Göbel[2]) II, p. 331 seq. Und an den Meeresküsten wechselt die Flora in characteristischster Weise, je nachdem solche unter Schutz, oder der Brandung exponirt liegen. In letztgenanntem Fall sind an Europas Westküste *Himanthalia lorea* und *Callithamnion tetricum* wohl diejenigen Formen, die am besten angepaßt erscheinen.

Wenden wir uns jetzt der edaphischen Factorengruppe zu. Von ihr werden alle diejenigen Pflanzen beeinflußt, die ihr Wurzelsystem in den Boden treiben, um dort Mineralsubstanzen zu schöpfen. Sie ist pflanzengeographisch von ganz besonderer Bedeutung und umfaßt offenbar eine große Anzahl von Einzelfactoren, über deren Zusammenwirken wir leider noch recht unvollkommen unterrichtet sind. Bei Betrachtung unserer Flora sehen wir, daß manche Pflanzenarten auf Böden von sehr verschiedener Beschaffenheit aufs Beste gedeihen, daß manche andere in dieser Beziehung sehr eingeschränkt sind. Die ersteren sind eurytopisch; es giebt sehr viele Combinationen der Bodenfactoren, die ihren Bedürfnissen entsprechen. Und zwischen ihnen und denen ausgesprochenster Stenotopie wird es sicherlich eine continuirliche Reihe von Zwischenstufen geben, die wir nur in Folge der Unvollkommenheit unserer Analyse der edaphischen Einflüsse nicht zu präcisiren im Stande sind.

Der vollkommen intacte, unverwitterte Fels ist für die Pflanzen unbewohnbar. Aber sobald der Regen seine Oberfläche im geringsten corrodirt, sobald also ein kleiner Theil seiner Substanz in gelösten Zustand übergeht, dann wird sofort niederen Organismen, Kyanophyceen, Algen, Lichenen, die Möglichkeit der Ansiedlung und des Wachsthums geboten. Im feuchten Klima verfallen dem sogar die harten, glattpolirten Syenitmonumente Ägyptens. Und wir wissen durch Treubs[1]) Untersuchungen, daß die ersten Besiedler der neuausgebrochenen vulcanischen Massen der Insel Krakatau zwischen Java und Sumatra, Kyanophyceen waren, die die, Oberfläche der Felsen in dünnen Überzügen bedeckten.

Aus dem compacten Urgestein entsteht durch die Wirkung der äußeren Einflüsse sehr allmählich der Erdboden. Feldspath, Augit, Hornblende erleiden an der Luft in Berührung mit Wasser characteristische Zersetzungen, ein Theil ihrer Bestandtheile geht in Lösung, und es wird dadurch ihr Krystallgefüge gelockert. An diese primären, chemischen Einwirkungen der Atmosphärilien setzen sogleich secundäre, mechanische, in verschiedener Weise an, die der begonnenen Zerstörung hülfreich an die Hand gehen und den chemischen Zersetzungen immer neue, frische Gesteinsflächen zur Verfügung stellen. So geht der Proceß im Hochgebirge z. B. schnell vorwärts. Denn indem das Wasser in den entstandenen kleinen Hohlräumen gefriert, treibt es das Gestein, Sprünge erzeugend, durch seine Ausdehnung auseinander. Der Temperaturwechsel wird diese alsbald erweitern und so zur Lockerung des Felsgefüges beitragen. So lösen sich denn kleinere und größere Brocken los und fallen als Steine herab, die Trümmerhalden vermehrend und zur allmählichen Erniedrigung der Berggipfel führend.

An der Erdoberfläche waren also ursprünglich alle die Substanzen, die unsere heutigen Vegetationsböden zusammensetzen, in der Form krystalliner Felsarten vorhanden, theils saurer, die einen Überschuß von Kieselsäure in Form

Quarzkrystallen enthalten, theils basischer, die ausschließlich aus Silicaten bestehen und des Quarzes entbehren. Nun sind die aus diesen durch Verwitterung entstandenen Producte auf ihren krystallinen Muttergesteinen nur zum kleinsten Theil in loco liegen geblieben. Das ist nur in solchen Gebieten der Fall, die seit langer Zeit, ohne vom Wasser überfluthet zu werden, als Festland bestehen, wie in Canada oder auf den Höhenlagen alter Gebirgsstöcke wie des Schwarzwaldes z. B. Viel öfter haben wir es mit Böden secundärer Lagerstätte zu thun, die so entstehen, daß die Verwitterungsproducte vom Wasser hinweggeführt und anderwärts, eventuell auf ganz heterogenem Substrat, abgelagert werden. Schöne Beispiele hierfür haben wir in dem Bödeli zwischen dem Thuner und Brienzer See, auf dem die Stadt Interlaken steht, in dem durch seine Fruchtbarkeit berühmten, in Ägypten alljährlich abgelagerten Nilschlamm, in den Deltabildungen großer Ströme, des Mississippi, des Nil und des Ganges. Der größere Theil der primären Verwitterungsböden freilich wird durch die Flüsse ins Meer geführt. Hier werden dann deren Kalke gelöst, die Sande und Thone dagegen, je nach Maßgabe ihrer Korngröße und ihres specifischen Gewichtes, sortirt und in verschiedener Entfernung von der Küste abgelagert. Aus diesen Absätzen entstehen dann die Massen der Sedimentärgesteine, der Sandsteine und Schiefer. Das wiederum niedergeschlagene Kalkcarbonat giebt das Material für die Bildung der Kalksteine ab. Werden diese im Meer entstandenen Sedimente dann später wieder gehoben und in Festland verwandelt, dann fallen sie von neuem der Zerstörung durch die Atmosphärilien anheim, die aus ihnen wiederum Sedimentböden schafft. Und diese werden durch das Wasser und, wie der Löß in China, durch den Wind verschleppt. Natürlicher Weise sind sie wesentlich anderer Beschaffenheit als die ursprünglichen, weil ja ihr Muttergestein schon einer Selection der Bestandtheile der krystallinen Felsmassen seine Entstehung verdankte. Daher denn das ungeheure Überwiegen

des Kalkes in den Kalkböden (70—95 %), des Alumin in den Thonen, des Quarzes in den Sanden, die in der Regel fast ganz aus diesem bestehen, wennschon sie mitunter auch starke anderweite Beimischungen, z. B. von Feldspathen, darbieten.

Da es nirgends einen Boden giebt, der gar keine Pflanzen zu ernähren vermöchte, so müssen alle Böden diejenigen Elemente enthalten, die die Pflanze ihnen als nothwendige Bestandtheile ihrer Substanz entnimmt. Es müssen also überall Kali, Schwefelsäure, Phosphorsäure, Magnesia vorhanden sein. An Eisen und Calcium dürfte es ohnehin nirgends fehlen. Genaue Untersuchung läßt denn auch alle diese Verbindungen erkennen, wennschon häufig, wie zum Beispiel im Flugsand, nur in ungeheuer kleinen Mengen. Zu den ärmsten und dem Pflanzenwuchs ungünstigsten Böden gehört der aus der Verwitterung von Diallag und Olivin entstandene, sehr kaliarme und fast nur aus wasserhaltigem Magnesiasilicat gebildete Serpentin. Eine Excursion auf den Monte Ferrato bei Prato in Toscana ist dießbezüglich in hohem Grade instructiv. Wenn aber auch die chemische Untersuchung neben den anderen nothwendigen Stoffen reichlich Kali ergiebt, so kann es trotzdem vorkommen, daß man es mit einem sehr unfruchtbaren Boden zu thun hat, wenn dieses nur in schwer zersetzbaren Verbindungen, wie z. B. im Kaliglimmer vorliegt.

Die Verwitterungsböden werden fortwährend von den in Form von Regen darauffallenden Tagwässern durchzogen und man könnte denken, die nothwendigen Pflanzennährstoffe, Kali, Phosphorsäure und Schwefelsäure, müßten, insofern sie in lösliche Verbindungen übergehen, alsbald ausgewaschen werden. Das ist indessen nur sehr theilweise der Fall, weil der Boden mit Eigenschaften begabt ist, die es ihm ermöglichen, gewisse von diesen Verbindungen festzuhalten. Es sind das die Absorptionen, die wir in jedem Erdboden beobachten können und auf die wir später zurückzukommen haben werden.

Im Bisherigen sind die rein minerogenen Böden ins Auge gefaßt worden. Aber diese erfahren überall eine weitere wichtige Veränderung durch den auf ihnen sich abspielenden Pflanzenwuchs selbst. Die abgestorbenen Blätter und Stengel fallen zu Boden, diesen mit einer mehr oder minder mächtigen Laubschicht bedeckend; gelangen auch in gleich zu besprechender Weise in denselben hinein. Hier verfallen sie, wenn mäßige Feuchtigkeit, reichliche Sauerstoffzufuhr und genügende Temperatur zu Gebote stehen, einer verhältnißmäßig raschen Oxydation, der Verwesung, durch die größtentheils gasförmige Verbindungen entstehen, so daß nur geringe Reste in Form der widerstandsfähigen und chemisch wenig bekannten, kohlereichen und stickstoffhaltigen, braunen Humuskörper hinterbleiben. Und zwar hat der in diesem Fall entstandene Humus den Character des sogenannten milden Humus, des „mull“ P. E. Müllers,[1]) welcher neutrale oder ganz schwach alkalische Reaction darbietet.

Bei geringem Luftzutritt, großer Durchnässung, niederer Temperatur ändert sich nun das Bild. Die Pflanzentheile unterliegen jetzt einem Umwandlungsproceß, den man gewöhnlich als Fäulniß bezeichnet, obwohl man über die dabei obwaltenden Verhältnisse so gut wie gar nicht unterrichtet ist, und noch nicht beurtheilen kann, ob die Unterordnung unter diesen Begriff zu Recht besteht oder nicht. Es hinterbleiben dabei viel größere Mengen von Humuskörpern, die nun aber stark sauer reagiren und das Wesen des sogenannten Rohhumus an sich tragen. Und da die Umstände, welche Verwesung oder solche Fäulniß bedingen, miteinander abwechseln, sich auch mannigfach combiniren können, so werden, auf diese Art, ursprünglich gleiche Böden sehr verschiedene Beschaffenheit erhalten. Jedermann weiß nun, daß die Quantität und die Qualität des im Boden enthaltenen Humus für die Vegetation von durchschlagender Bedeutung ist. Es braucht ja bloß an die Pflanzen unserer humosen, schattigen Wälder

und die Schwierigkeiten ihrer Cultur unter anderen Bedingungen erinnert zu werden.

Nun kann die Anwesenheit der Humussubstanzen in zweierlei Weise nützlich sein. Einmal direct, falls nämlich die Pflanzen ihnen organische Substanz zu entnehmen vermögen. Ein ander Mal indirect, indem durch sie die physikalischen Eigenschaften des Bodens in einer, den betreffenden Pflanzen zuträglichen Weise verändert werden. Die Bedeutung der indirecten Wirkungsweise nun ist unbestreitbar, bezüglich der directen bestehen Zweifel. Indessen hat es Reinitzer[1]) sehr wahrscheinlich gemacht, daß z. B. Schimmelpilze aus den Humuskörpern zwar ihren Stickstoffbedarf, aber nicht den an Kohlenstoff zu decken vermögen. In Form welcher Verbindungen freilich das N aufgenommen wird, bleibt dabei unentschieden.

Wie schon angedeutet, erhebt sich nun die Frage, wie die abgestorbenen Pflanzenreste eigentlich in den Boden hineingelangen. Ein kleiner Bruchtheil derselben wird ja wohl durch den Regen in Ritzen und Vertiefungen hinabgespült und dann zugedeckt. Auf unseren Äckern geht das in großem Maßstab beim Graben und Umpflügen vor sich. Auf uncultivirtem Land dagegen wird sich die Hauptmasse des Humus an der Oberfläche aufhäufen, wenn nicht mancherlei Thiere für die Unterbringung desselben sorgen. Darwin[2]) hat uns zuerst über die Rolle aufgeklärt, die in unserem Klima die Regenwürmer dabei spielen. Daß auch andere Thiere, zumal in den Tropen, das Gleiche besorgen, hat Keller[1]) gezeigt. Sie graben unzählige unterirdische Röhren und lockern so den Boden; dann ziehen sie die organischen Reste hinein, um sie behufs der Ernährung durch ihren Darmkanal passiren zu lassen. Und außerdem kommen sie Nachts aus ihren Löchern hervor und bedecken die Oberfläche mit den Häufchen ihrer Excremente, die in solcher Menge entleert werden, daß man frei hingelegte Ziegelstückchen nach einiger Zeit durch Bildung einer neuen Bodenschicht aus den

Wurmexcrementen begraben findet. Auf diesem Weg wird der Boden nicht nur aufs ausgiebigste durchlüftet; es wird auch eine innige Mischung der mineralischen Fragmente und des zerkleinerten organischen Materials erzielt. Die Bildung neutraler, milder Humussubstanz wird die Folge sein.

Wenn aber in Folge gegebener Verhältnisse die saure Rohhumusbildung Platz greift, dann werden die den Boden lockernden Thiere sich verziehen oder absterben. Die oberflächliche Schicht faulender Vegetabilreste wird sich zu einer compacten, der Luft mehr und mehr den Durchtritt verwehrenden Decke gestalten, in der unzählige Pilzthalli wuchern, so daß sie unter Umständen, z. B. in jungen Fichtenbeständen unserer Gebirge, wie verschimmelt aussehen und riechen kann. Gerade solche Böden sind es, in denen schattenliebende *Orchideen* mit endotropher Mycorrhiza, wie *Corallorhiza innata*, am besten gedeihen. Und wenn dann gleichzeitig reichliche Wasserzufuhr statt hat, so werden wirkliche Torfbildungen das Resultat sein. Inwieweit für deren Entstehung etwa die Vegetation von Pilzen oder Bacterien erforderlich, ist eine noch offene Frage, deren Bearbeitung seitens der Bacteriologen noch gar nicht in Angriff genommen wurde. Nach den Fossilbefunden van Tieghems[1]) und Renaults[1]) könnte man zur Annahme solcher Vertorfungsbacterien neigen; aber Früh und Schröter[1]) in ihrer neuesten Publication verhalten sich demgegenüber ziemlich ablehnend. Jedenfalls ist die saure Reaction für viele Bacterien schädlich, wie Wollny[1]) und Ramann[2]) bereits ausgeführt haben. Unter anderem soll im Rohhumus die Nitrification des Ammoniaks unterbleiben. Damit stimmt nicht schlecht, daß Frank[1]) p. 482 in den, solche Böden bewohnenden, Mycorrhizenpflanzen niemals Salpetersäurereactionen zu erzielen im Stande war.

Wenn sonst seine Entstehungsbedingungen gegeben sind, kann sich Rohhumus auf jederlei Boden bilden, und ist er deßwegen in der nordgemäßigten und der arctischen Zone sehr verbreitet. Aber nirgends treten seine Wirkungen auf

die ihn besiedelnde Vegetation prägnanter hervor, als da, wo er auf nährstoffarmen Sandböden zur Entwicklung gelangt, wie das in so ausgedehntem Maße auf den Heiderücken des nordwestdeutschen Flachlandes der Fall ist; sei es nun, daß die dort vorhandene Nährstoffarmuth ursprünglich, sei es, daß sie durch Jahrhunderte lange rücksichtslose Waldausnutzung bis zum Extrem verschärft war. Letzteres scheint ja in der Lüneburger Heide der Fall zu sein. Hier wird nach Graebener[1]) die Rohhumusbildung zur Ursache des Aussterbens des Waldes, und seiner Ersetzung durch die bekannte Callunaheide. Und diese Veränderung steht in directem Zusammenhang mit der Bildung des sogenannten Ortsteins, einer geschlossenen, steinartig harten Schicht im Untergrund.

Die Bildung dieses Ortsteins wird nun darauf zurückgeführt, daß, während die Vegetation die oberflächlichen Sandschichten stark an Nährsalzen erschöpft, die Tagwasser fortwährend aus dem darüber lagernden Rohhumus die Säuren rasch in die Tiefe führen. Die verarmten Bodenpartien, die gewöhnlich eine eigenthümliche bleigraue Farbe zeigen, werden deßwegen als Bleisand bezeichnet. Wenn nun diese sauren Lösungen im Untergrund mit reicheren Bodenschichten in Berührung kommen, dann kann durch Kalk und Eisenoxyd ihre Ausfällung erfolgen. Es entsteht eine gallertige Masse, die die Sandkörner zusammenfrittet und die schließlich zu steinartiger Consistenz erhärtet, vergl. P. E. Müller[1]) und Ramann.[2]) Diese Schicht nun bildet ein unüberwindliches Hinderniß, wenn die Baumwurzeln beginnen, in die Tiefe zu gehen. Es wird ihre Nahrungsaufnahme, unter Umständen auch die des Wassers, geschädigt; die Bäume kränkeln und sterben ab. Junge aber, die an Ort und Stelle aufkeimen, kommen nicht über ein gewisses Alter hinaus, ohne daß sich Krankheitserscheinungen, Wuchsveränderungen, Chlorose (Pomeranzenbäume der Heidebewohner) einstellen, denen endlich der Tod nachfolgt. Und dann tritt die genügsame, dem Rohhumus angepaßte *Calluna* an ihre Stelle. Man hat vielfach solche

Heiden nach gewaltsamer Durchbrechung und Zerstörung der Ortsteinschicht mittelst Dampfpfluges wieder zu bewalden begonnen. Da man aber dadurch die Ursache des Ortsteins nicht beseitigen kann, so bildet sich dieser im Untergrund immer von neuem, und Graebener[1]) stellt allen diesen Waldculturen in der Heide ein sehr schlechtes Prognosticon. Ihm zu Folge würde nur Zufuhr reichlicher Mineralsalze helfen können, die wohl am besten mittelst Überführung des Terrains mit zerkleinertem Urgestein geschehen könnte. Etwas weniger schwarz sieht nach persönlicher Mittheilung C. A. Weber die Sache an, indem er glaubt, daß ein so schlechtes Resultat doch nur local an mindest begünstigten Stellen zu erwarten sei.

Es kann, nach dem bisher Erörterten, der Erdboden in Bezug auf die ihn zusammensetzenden Partikeln sehr verschieden beschaffen sein, er kann aus Elementen gleicher oder sehr ungleicher Größe bestehen, die gleichmäßig gelagert sein, oder größere und kleinere Aggregate bilden können (Körner- und Krümelstructur der Agronomen). Wie er aber auch beschaffen sein möge, er wird immer zahlreiche Zwischenräume enthalten, die, je nach dem Fall, weiter oder enger, einen verschiedenen Procentantheil seines Volumens bilden. Er ist eben stets mehr oder weniger porös. Insofern er Pflanzen soll ernähren können, müssen nun diese Hohlräume Wasser und Luft umschließen, letztere aus der Atmosphäre, ersteres aus den auf ihn fallenden Niederschlägen stammend. Die Wasserhaltung desselben wird durch die Adhäsion an der Oberfläche der kleinen Bodenpartikeln bebewirkt, die zusammen ein capillares System mit Räumen sehr verschiedenen Querschnitts bilden. Soweit diese Capillaren nicht ganz erfüllt sind, werden sie nur eine die Wand bedeckende Wasserschicht bieten, im Übrigen Luft enthalten. Das Verhältniß von Wasser und Luft muß dementsprechend je nach der Structur des Bodens wechseln. Die Wasserquantität, die ein gegebenes Bodenvolum zurückhält, ist seine Wassercapacität. Bestimmt man nun diese Wassercapacität

für sehr niedrige und für hohe Bodenschichten, so fällt sie verschieden aus; man erhält im ersteren Fall einen viel höheren Werth, die maximale oder volle, im andern die absolute Capacität, weil hier eine Menge weiterer capillarer Räume, die in der niedrigen Bodenschicht noch erfüllt waren, Luft umschließen müssen. Die absolute Capacität also giebt die Wassermenge, welche vom Boden in minimo unter allen Umständen zurückgehalten wird. Sie ist es, die unter normalen Verhältnissen vornehmlich für das Pflanzenwachsthum in Betracht kommt. Welche Unterschiede aber zwischen voller und absoluter Wassercapacität bestehen, das mögen folgende, Adolf Mayer[1]) ed. III v. II p. 139 entnommene Zahlen zeigen. Bei einer Korngröße von 0,3—0,9 mm ist die Wassercapacität für Quarz: voll 49%, abs. 13,7%; für Thonstein: voll 46,8%, abs. 24,5%; für Kalkspath: voll 39,2%, abs. 11,7%; für Holz (welches?): voll 76,4%, abs. 45,6%; bei einer Korngröße unter 0,3 mm: für Quarz abs. 44,6%, für Thonstein abs. 40,9%. Für natürliche Böden fand A. Mayer[1]) ed. IV v. I p. 42 die absolute Wassercapacität, 55% im Humusboden, 53% im Thonboden, 30% im feinen Sandboden.

Von ganz reinen Thonen, sowie von dicht gelagerten, feinkörnig-porösen Humussubstanzen wird unter Umständen sogar mehr Wasser aufgenommen, als die volle Capacität betragen würde, es tritt dann Zunahme des Gesammtvolumens, Quellung, ein. Solche Böden entbehren also der Filtrationsfähigkeit; sie sind, wie man sagt, undurchlässig. Neu zugeführtes Wasser fließt schließlich einfach an ihrer Oberfläche ab, während es in die früher behandelten eindringt, an ihrer unteren Grenze den Austritt eines ebenso großen Volums bewirkend. Nach A. Mayer[1]) ed. IV v. I p. 146 filtrirten unter übrigens gleichen Umständen durch Sand 5760 ccm Wasser, durch Löß 1674 ccm, durch Torf 1 ccm, durch Thon 0,7 ccm. Und wenn also für die Bodenbeschaffenheit in der Regel nur die absolute Capacität in Betracht kommt, so haben

wir hier doch auch Fälle, in welchen wesentlich die volle zur Geltung gelangt. Aber dann besteht auch die Vegetation, die solche Orte besiedelt, aus ganz anderen, mit bestimmter Anpassung ausgerüsteten Gewächsen; der Boden trägt Sumpf- oder Wasserpflanzen.

Der Wassercapacität steht als complementäre Größe die Luftcapacität gegenüber, die sich ergiebt, wenn man vom Volumgewicht des wasserhaltigen Bodens das der trockenen Erde nebst der absoluten Wassercapacität abzieht. Sie muß natürlich um so geringer werden, je mehr die andere zunimmt. Da nun Pflanzenwurzeln nicht völlig ohne O-Zufuhr existiren können, so sehen wir bei den Wasser- und Sumpfpflanzen in weiter Verbreitung solche Einrichtungen realisirt, die geeignet sind, sie mit diesem zu versorgen. Es sind das einmal die weiten, lufthaltigen Intercellularräume, die im Parenchym solcher Gewächse so verbreitet vorkommen, und die Sauerstoffdiffusion zum Gewebe der Wurzeln dadurch erleichtern, daß sie durch die ganze Pflanze hindurch in Communication stehen, Göbel[2]) II p. 252. Ebendahin gehören die Lenticellenbildungen, die am Stamm solcher Pflanzen, unmittelbar über dem Schlammboden, gebildet werden, sowie das Aërenchym Schencks,[1]) welches die Wurzeln selbst an Stelle des Korkes entwickeln. Derartige Wurzeln treten bekanntlich mitunter über den Boden hervor und stellen geradezu Athmungsorgane, Pneumathoden Jost[1]) dar.

Es ist früherhin p. 87 bereits auf die Absorptionserscheinungen des Erdbodens hingewiesen worden, die als Regulatoren der Qualität der Lösungen wirken, welche der Pflanzenwurzel im Boden zur Verfügung stehen. Und zwar betrifft diese Regulirung sowohl deren Concentration, als außerdem deren chemische Zusammensetzung.

Daß die Concentration einer Bodenlösung, wenn die Pflanzen darin gedeihen sollen, im Allgemeinen eine sehr geringe sein muß, ein paar pro mille nicht übersteigen soll, das weiß man seit lange. Und die allbekannten Wasser-

culturen haben Gelegenheit gegeben, auf diesem Gebiet reiche Erfahrung zu sammeln. Auch den schwimmenden Wassergewächsen, die ihre gesammten Nährstoffe aus dem Wasser entnehmen müssen, stehen in unseren Flüssen, Seen und Teichen überall ebensolche verdünnte Lösungen zur Verfügung. Von denjenigen Pflanzen, die sich in dieser Beziehung abweichend verhalten, größere Concentrationen der Nährlösung ertragen oder sogar verlangen, kann hier nicht geredet werden, sie müssen später im Zusammenhang mit den chemischen Einflüssen des Bodens behandelt werden.

Wenden wir uns zu der Regulirung der chemischen Zusammensetzung der Bodenlösung. In den botanischen Hand- und Lehrbüchern wird die Bodenabsorption bis in die neuere Zeit vielfach als eine bloße Flächenwirkung der kleinen Bodenpartikeln behandelt. Das trifft ja für gewisse Fälle zu, indem manche Körper, wie z. B. Farbstoffe, vom Boden ebenso wie von dem Kohlenpulver zurückgehalten werden, durch welches man dieselben filtrirt. Aber anderwärts kommen daneben chemische Wirkungen in Betracht, die für verschiedene Verbindungen jeweils differenten Character aufzeigen. So wird ja z. B. die Phosphorsäure durch Kalkcarbonat und Eisenoxydhydrat vollständig zurückgehalten und als unlösliches Phosphat fixirt; so wird Kalkcarbonat mit den Humussäuren schwer lösliche Kalkhumate bilden.

Weitaus die bedeutsamste der hier in Betracht kommenden chemischen Einwirkungen ist aber die Bindung der Alkalien und alkalischen Erden. Gießt man auf einen Boden, der Thonerde und Kalk enthält, lösliche Alkalisalze wie Chlorkalium auf, so hält derselbe einen Theil des Kali zurück, und in der abtropfenden Lösung findet sich nun neben Chlorkalium Chlorcalcium vor. Umgekehrt kann auch Kali, wennschon in geringerem Grade, durch Natron und Ammoniak, ja sogar durch Kalk theilweise verdrängt werden. Für Kali und Ammoniak ist aber die Absorption am stärksten, und daher kommt es denn, daß Verwitterungsböden vielfach gegen-

über den Gesteinen, aus denen sie entstanden, eine Anreicherung an diesen Verbindungen erfahren. Es ist nun durch Lemberg[1]) nachgewiesen, daß eben diese merkwürdigen Absorptionen auch einer bestimmten Gruppe von Mineralien eigenthümlich sind, selbst wenn man diese in reinem Zustand verwendet. Es sind das die Zeolithe, wasserhaltige Thonerdedoppelsilicate mit Alkalien und Kalk, und diese entstehen ihrerseits aus wasserfreien Silicaten durch die zersetzende Wirkung des Wassers. Obwohl nun diese Zeolithe als solche mittelst mineralogischer Methoden im Boden nicht nachgewiesen werden können, so nehmen doch die neueren Agriculturchemiker, A. Mayer,[1]) Ramann,[2]) ihr Vorhandensein an, und erklären daraus die fraglichen Absorptionen, die alsdann auf einem partiellen Austausch der Basen in diesen leicht veränderlichen Silicaten beruhen würden. Wie leicht sie sich verändern, geht daraus hervor, daß man ihnen einen Theil der Basen schon mittelst bloßen Wassers, wenn dieses in großer Quantität angewendet wird, entziehen kann.

Wie die Phosphorsäure in unlöslichem Phosphat, so wird also das Kali in den Zeolithen fixirt sein; in Lösung wird es nur in sehr geringer Menge vorkommen. Den Pflanzenwurzeln aber werden beide aus ihren leicht angreifbaren Verbindungen stets zur Verfügung stehen.

So nützlich diese Absorptionen im Allgemeinen für die Pflanzenwelt sind, insofern sie die rasche Auswaschung von Kali und Phosphorsäure aus dem Boden hindern, so können sie doch unter Umständen auch sehr schädliche Consequenzen haben. Denn in sehr regenarmen Gegenden, wo das Wasser nicht oder nur selten abfließt, zumeist durch Verdunstung an der Bodenoberfläche verloren geht, müssen sich, wie Hilgard[1]) gezeigt hat, im Inneren des Bodens lösliche Salze in größerer Menge anhäufen, wie das thatsächlich in den Natron- und Salzböden vieler Steppen- und Wüstengebiete beobachtet wird. Alsdann greift aber sogleich auch eine Änderung des

Vegetationscharacters Platz; Halophyten, von denen später zu reden sein wird, stellen sich ein.

Für Säuren, die nur lösliche Salze bilden, hat der Boden gar kein Absorptionsvermögen. Sulfate und Nitrate werden einfach ausgelaugt und erscheinen in den Drainirungswässern. Da aber die für die Pflanzen unentbehrliche Salpetersäure nur successive, in kleinen Mengen, auf Kosten des der Absorption unterliegenden Ammoniaks durch die Thätigkeit der *Nitrobacterien* gebildet wird, so wird sie dennoch deren Wurzeln stets zur Verfügung stehen. Solange also ammoniakproducirende, organische Verbindungen vorhanden sind, ist ein Mangel derselben nicht zu befürchten.

All' das im Bisherigen Auseinandergesetzte bezieht sich indessen wesentlich auf das Verhalten der Bodenarten, die wir im Norden und in unseren gemäßigten Regionen zu sehen gewohnt sind. Es sind das auch die einzigen, über welche genauere Untersuchungen vorliegen. In den Tropen dagegen können aus allen möglichen Gesteinen, unter nicht näher bekannten Umständen, sogenannte Lateritböden entstehen, die anstatt Silicat Thonerdehydrat und rothes Eisenhydroxyd zu enthalten pflegen, aus denen der Kalk und die Kieselsäure in Lösung gegangen und entfernt sind; cf. Bauer.[1]) Auch im Mediterrangebiet haben wir ähnliche Böden in der sogenannten terra rossa, einer eisenreichen und sehr kalkarmen rothen Erde (2—$2^1/_2$ $^0/_0$ Kalk), in welcher Thonerde und Kieselsäure die Hauptbestandtheile bilden. Und dabei entsteht diese terra rossa aus der Verwitterung der harten, jurassischen und cretaceischen Kalksteine, die ihrerseits 90—95 $^0/_0$ Kalk enthalten. Die Geringfügigkeit des hinterbleibenden Verwitterungsrestes ist unter solchen Umständen begreiflich. Analysen der terra rossa und ihrer Muttergesteine sind bei Vallot[1]) zu finden.

Ein Moment, welches als Standortsfactor zweifellos große Bedeutung besitzt, ist die Vertheilung der Wärme im Erdboden. Genau genommen hätte dessen Besprechung

früher erfolgen sollen, da es sich hier kaum um einen edaphischen Factor handelt. Ein solcher wäre es freilich, wenn die innere Erdwärme, wie Krasan[1]) will, in Betracht käme. Aber diese, wäre sie allein vorhanden, würde die Temperatur der Erdoberfläche nirgends auf einer Höhe halten, bei welcher irgend welches Pflanzenwachsthum möglich wäre. Man darf sie deßwegen gegenüber der kosmischen, der Sonnenstrahlung entstammenden Erwärmung gänzlich vernachlässigen. Höchstens wäre noch die Wärmeproduction in Folge chemischer Processe im Boden zu beachten, die unsere Mistbeete ad oculos demonstriren.

Die Wärmemenge, die auf eine gegebene Bodenfläche trifft, ist nun in erster Linie von deren Neigungswinkel abhängig. Sie ist am größten bei senkrechtem Einfallen der Strahlung und wird deßwegen an südwärts oder nordwärts abfallenden Berggehängen recht verschiedene Werthe erreichen. Erstere sind wärmer als die andern. In den nördlichen Weinbaugebieten terrassirt man die Gehänge der Weinbergslagen, wodurch neben anderen Vortheilen eine möglichst günstige Exposition der Strahlung gegenüber erzielt wird. Es wurde hierauf schon früher p. 63, bei Besprechung der Gründe stärkerer Erwärmung in Gebieten klimatischer Anomalie, hingewiesen. Unmittelbare Nachbarschaft reflectirender Wasserflächen soll für manche Culturen eine günstige Wirkung äußern, wie das für die Reben des Rheingaues, und von Arnold Engler[1]) für die Kastanien um den Vierwaldstädter See behauptet wird.

Weiter ist die Farbe des bestrahlten Bodens von maßgebender Bedeutung. Denn dunkle Böden, die stärker absorbiren, erwärmen sich stärker als helle, die einen großen Theil der Wärme reflectiren. Eben hierdurch werden letztere den oberirdischen Theilen, soweit sie der Bodenoberfläche nahe liegen, Wärme zukommen lassen, erstere dagegen dem Wurzelsystem höhere Temperaturen bieten, freilich auch nur insofern es oberflächlich verläuft. Damit die Früchte nahe an die reflectirende Fläche zu liegen kommen, werden die

Reben der nördlichen Culturgebiete durch den Schnitt so kurz gehalten. Und die ganze Spalierobstzucht fußt eben hierauf.

Wie beträchtlich die Temperaturunterschiede an der Oberfläche verschieden gefärbter Böden ausfallen, geht aus den folgenden, bei A. Mayer[1]) ed. IV, II p. 118 nach Schübeler gegebenen Zahlen hervor. Ein mit Magnesia geweißter Quarzsand erwärmte sich bei 25° Lufttemperatur in der Sonne auf 43,3°; schwärzte man ihn dagegen mit Ruß, so ergab sich bei gleicher Exposition 51,1°. Aber, wie schon gesagt, haben diese Temperaturen nur für die obersten Bodenschichten Gültigkeit und sinken mit der Tiefe sehr rasch in Folge der geringen Wärmeleitungsfähigkeit des porösen Erdbodens. Wenige Meter unter der Oberfläche hat man bereits constante Temperatur, die von dem täglichen und jährlichen Wechsel der Bestrahlungsintensität nicht mehr beeinflußt wird. Bäume mit tiefgehendem oder aber flachstreichendem Wurzelsystem werden also sehr differenten Einflüssen der Bodenerwärmung unterliegen.

Alles das wird indessen stark modificirt, sobald der Boden nicht, wie bisher angenommen wurde, trocken ist, sondern größere Wassermengen enthält; bei sonst gleichen Verhältnissen wird jetzt in Folge der hohen specifischen Wärme des Wassers der Effect ein wesentlich geringerer sein. Derselbe geweißte Quarzboden, der bei 25° in der Sonne auf + 43° kommt, erreicht in feuchtem Zustand nur 35,6°. Ein schwarzbrauner Humus erwärmte sich trocken auf 47,3°, feucht auf 39,7°, erreichte also nicht einmal die Temperatur des trockenen weißen Bodens. Und dazu kommt noch, um die Differenz zwischen trockenem und nassem Substrat zu verschärfen, die Wasserverdunstung aus dem letzteren, bei welcher Wärme gebunden wird und verschwindet. Nach alledem ist es vollkommen klar, daß der Practiker im Recht ist, wenn er nasse Böden allgemein als kalte, trockene als warme bezeichnet. Helle Böden mit viel Feuchtigkeit bieten in Bezug auf die Erwärmung die allerungünstigsten Verhältnisse dar.

Nun lehrt uns die Erfahrung, daß alle diese Differenzen der Bodenerwärmung für das Wachsen und Gedeihen gegebener Pflanzenformen und Entwicklungszustände sehr in Betracht kommen. Viele tropische Pflanzen können wir im Gewächshaus nur dann cultiviren, wenn wir den Boden erwärmen. In vielen Fällen ist ohnedem eine Bewurzelung der Stecklinge nicht zu erzielen. In Südfrankreich wurde bekanntlich, um die durch die *Phylloxera* zerstörten Weinberge zu reconstituiren, die Pfropfung auf amerikanische Rebsorten eingeführt. Aber es zeigte sich bald, daß diese in Bezug auf die Bodenbeschaffenheit wählerisch waren, auf den gewöhnlichen eisenreichen, rothen Böden gut, schlecht dagegen auf hellen, zumal weißlichen, gediehen. Hier wurden sie vielfach ganz chlorotisch, und das traf ganz besonders eine der sonst geeignetsten Sorten, den *Herbemont*. Begreiflicher Weise neigte man anfangs dazu, in diesem Übelstand eine Folge von Eisenmangel zu suchen. Nachdem nun aber Foëx[1]) nachgewiesen hatte, daß es in allen in Frage kommenden Böden in keiner Weise an Eisensalzen fehlt, stellte er weiterhin fest, daß auf den hellen Böden im Frühjahr zur Zeit des Knospentriebes die Herbemontrebe mit der Entwicklung der wasseraufnehmenden Saugwurzeln noch sehr im Rückstand war, während diese bei anderen Sorten im Gegentheil der Knospenschwellung voranging. Und alle verschiedenen Düngungsversuche konnten bei dieser Sachlage nichts helfen. Unter Berücksichtigung der Erfahrungen bei der Stecklingsvermehrung stellte er nun zu Montpellier vom 19. Juli bis zum 20. August Messungen der täglichen Maxima der Bodentemperatur an. Deren Summe ergab für den rothen Boden von Castelnau, der dem *Herbemont* zusagt, 1234,1°, für einen hellen, in dem dieser der Chlorose unterliegt, 1146,2°, für beide Böden also im Mittel etwa 2,6° tägliche Differenz, eine ziemlich erhebliche Größe. Und daß der Grund des verschiedenen Verhaltens der Pflanze wirklich in dieser Differenz zu suchen war, das lehrte eine weitere Versuchsreihe, in welcher es gelang, die Chlorose zu heben, als der helle

Boden mit schwarzem, zuvor mit HCl gewaschenem Coak bedeckt worden war. Vom 13. April bis zum 11. September ergab die Temperaturmessung des Bodens ohne Coak 3558°, die des mit Coak überfahrenen dagegen 3813°. Denselben Grund wird es wohl haben, daß man in der Pfalz und im Kaiserstuhl bei Freiburg i. Baden die Qualität des Productes der Lößweinberge dadurch erheblich verbessern konnte, daß man dieselben mit dunklen Phonolithtrümmern überdeckte.

Es ist weiterhin bekannt, daß fester Fels sich minder stark erwärmt als Steinschutt oder trockener Erdboden, weil in ihm in Folge besserer Leitung die Wärme rascher in die Tiefe geht; daß ferner Erdboden sich durch Strahlung rascher als der gewachsene Fels abkühlt. Letzteres hat schon Humboldt in Südamerika durch directe Beobachtung festgestellt. Für felsbewohnende Pflanzen könnten diese Verhältnisse vielleicht von großer Bedeutung sein. Sie haben ihren Standort in den Spalten der Felswände und treiben ihre Wurzeln vielfach tief in diese hinein. Da könnte ihnen denn in Folge der stärkeren Leitungsfähigkeit des Gesteins in der Tiefe eine größere Wärmemenge als den im Boden wurzelnden Gewächsen zu Gebote stehen. Thatsache ist, daß gewisse mediterrane Felsenpflanzen wie *Drypis spinosa* und *Hypericum Coris* im Straßburger Garten, in den Boden des Alpinum gepflanzt, jeden Winter zu Grunde gehen, sich dagegen in den Ritzen einer südlich exponirten senkrechten Mauer seit mehreren Jahren vortrefflich gehalten haben. Man könnte freilich auch geneigt sein, die bessere Drainirung letzteren Standorts dafür verantwortlich zu machen. Aus demselben Gesichtspunkte der schlechten Wärmeleitung des Holzes hat Krasan,[1]) und vielleicht mit Recht, die Thatsache zu erklären versucht, daß Epheu, *Polypodium vulgare* und dergleichen Pflanzen, die im Mediterrangebiet bis zu den höchsten Baumkronen hinauf steigen, dieß im Norden nicht mehr fertig bringen, weil sie an den Stämmen zu oft durch den Frost getödtet werden. Nur an Felsen oder Mauern

gedeiht der Epheu in unserem Klima in voller Üppigkeit, nur an diesen Standorten bringt er es alsdann auch zur Bildung von Blüthen und Früchten. Es ist aber, wenn überhaupt, sicherlich zugeleitete Sonnenwärme, der das zur Last zu legen ist, nicht, wie Krasan[1]) meinte, die Eigenwärme der Erde.

Einen wichtigen Einfluß auf die Wärmeverhältnisse des Bodens übt endlich jeder Umstand aus, der dessen Strahlung herabsetzt. Deswegen bedecken wir ja die Pflanzen empfindlicher Art mit Stroh oder Laub. Dahin geht auch die Wirkung der winterlichen Schneedecke. Unter ihrem Schutz erhalten sich in kalten Klimaten Alpenpflanzen viel besser in der Gartencultur als in milderen, die häufig schneelosen Frösten ausgesetzt sind. Sie treiben in den letzteren schnell aus, wenn mildes Wetter eintritt, und werden dann durch erneuten Frost an den jungen, empfindlichen Trieben geschädigt.

Was für die Landpflanzen der Erdboden, das sind für die Parasiten und für die exquisiten Saprophyten der Nährorganismus oder die unmittelbaren Produkte seines Zerfalls. So sind die *Splachna* auf verwesenden Thierkoth, *Onygena* auf thierische Reste verschiedenster Art beschränkt, so können *Anacamptodon splachnoides*, die holzigen *Polyporen* und *Thelephoren* nur auf faulem Holz der Baumstämme, viele Flechten nur auf deren abgestorbenen Peridermen oder Borken existiren. Und Jedermann weiß, daß viele Parasiten auf gegebene, mehr oder minder zahlreiche und verschiedenartige Nährorganismen angewiesen sind. Daß auch hier Eury- und Stenotopie mit ihren Abstufungen obwalten, das zeigen einerseits die Mistel, die alle möglichen Baumarten bewohnt, oder *Cordyceps militaris*, die Insekten der allerverschiedensten Art erkranken läßt und tödtet. Andererseits wachsen *Orobanche Hederae* nur auf Epheu, *lucorum* auf *Berberis*, *amethystea* auf *Eryngium campestre*, *Empusa* und *Stigmatomyces Muscae* nur auf der Stubenfliege.

Auch die Thierwelt bildet einen keineswegs zu vernachlässigenden Standortsfactor. Wir haben früher p. 89 schon von dem Einfluß der Regenwürmer auf die Bodenbeschaffenheit gehandelt; das war eine indirecte Einwirkung der Thierwelt auf die Vegetation. Aber auch die directe Einwirkung spielt ja eine bedeutende Rolle. Unzählige Pflanzen giebt es, deren Blüthen durch Thiere bestäubt werden müssen. Und wie die Blüthenbiologie uns lehrt, zeigen sie, um solche Bestäubung zu sichern, Anpassungseinrichtungen, die oft hochcomplicirter Natur sind. Natürlich können solche Pflanzen nur innerhalb des Verbreitungsgebietes der Thiere bestehen, an deren Thätigkeit sie speciell angepaßt sind. In der Cultur wird das freilich anders, wenn der Mensch durch künstliche, bewußte Hinbeförderung des Pollens an seine Stelle deren Wirksamkeit ersetzt. Immerhin sind dabei mitunter große Schwierigkeiten zu überwinden, wie die Einführungsgeschichte der Smyrnafeigen in Californien uns lehrt, cf. Eisen.[1]) Es mag hier zum Überfluß noch an die von Schimper[3]) studirten *Cecropien* Südbrasiliens erinnert werden, die wegen der Angriffe der blattschneidenden Ameisen aus der Gattung *Atta* nicht existenzfähig sein würden, die aber anderen, den Attiden feindlichen Ameisen Wohnung und Nahrung gewähren, wofür diese sie gegen die Blattschneider schützen. Ohne solche Anpassung würden, wie gesagt, die *Cecropien* vernichtet werden, dieselbe erweist sich also für diese Pflanzen als Standortsfactor ersten Ranges.

An dieser Stelle muß noch eines weiteren Umstandes von großer Wichtigkeit gedacht werden, der in älterer Zeit ganz unbeachtet geblieben war, bis er durch Darwin ans Licht gezogen und durch Nägeli[4]) für die Pflanzengeographie fruchtbar gemacht wurde. Es kann nämlich Standorte geben, die für eine bestimmte Species nach allen Richtungen wohl geeignet sind, auf denen diese sich aber trotzdem nicht halten kann, wenn sie bereits von anderen ihnen adäquateren kräftigeren besiedelt werden, die den verfügbaren Raum für sich aus-

nutzen. Denn da auf gegebener Fläche nur eine bestimmte Anzahl von Individuen einer Art Platz finden, so können andere Arten ebendort nur dann aufkommen, wenn sie im Stande sind, mittelst rascherer und kräftigerer Entwicklung eine Anzahl der den Ort behauptenden Individuen zu unterdrücken. Das ist die nothwendige Consequenz des bekannten Darwin'schen Hauptsatzes, wonach bei der Begrenztheit der Erdoberfläche und der großen Überzahl der jeweils entstehenden Keime unter diesen ein Wettbewerb bestehen muß, aus dem die den Verhältnissen bestangepaßten als Sieger hervorgehen. Kurz gesagt also ist es die Consequenz des Kampfes ums Dasein.

Welch' große Bedeutung nun dem als Standortsfactor zukommt, das lehrt uns am besten unsere gesammte Feld- und Gartencultur, deren Möglichkeit ja ausschließlich darauf beruht, daß wir in der Lage sind, eben diesen Factor allein zu eliminiren. Würde man die Zerstörung des sogenannten Unkrautes unterlassen, so würde dieses, den Verhältnissen besser angepaßt als die Culturgewächse, bald mit den letzteren fertig werden. Sie würden allmählich verschwinden, wobei die Anzahl der bis zu diesem Zeitpunkt auftretenden Generationen derselben eine je nach dem Fall verschiedene sein würde. Darauf hat bereits H. Hoffmann[2]) hingewiesen. Es ist eine sehr bezeichnende Thatsache, daß keines unserer Gewächse der großen und alten Cultur ohne die schützende Hand des Menschen sich auf die Dauer zu halten vermag. Trotz des Jahrtausende währenden Anbaues sind weder Weizen noch Gerste zu selbstständigen Gliedern unserer Flora geworden. Von den Ackerrainen, auf denen sie gelegentlich, der Concurrenz überlassen, erscheinen, verschwinden sie im Laufe eines oder weniger Jahre spurlos. Auch das Schicksal der Anpflanzungen fremdländischer Gewächse auf geeignet erscheinenden heimischen Fundorten, mit denen Liebhaber so oft schon die Flora ihrer Gegend zu bereichern versuchten, ist sehr lehrreich. In der Regel sind sie in kürzester Zeit

dahingeschwunden. Ausnahmen, auf die später zurückzukommen sein wird, für die hier kaum Beispiele citirt zu werden brauchen, giebt es zwar, sie sind aber verhältnißmäßig spärlich. Nur hier und da hat es eine oder die andere Art auf diesem Weg zu dauernder Ansiedlung gebracht. Von Funden in unserer Flora aus der neuesten Zeit möchte der von *Kalmia angustifolia*, einer amerikanischen Art, im Warmbüchener Moor bei Bremen, wo sie jetzt eine größere Fläche bedeckt, wohl hierher gehören [vergl. Bericht d. Commission f. die Flora Deutschlands, D. bot. Ges. v. XX (1902)].

Die Nichtachtung oder besser Nichtkenntniß besagten Factors des Kampfes ums Dasein ist es gewesen, welche die große ältere Literatur über den Einfluß des Bodens auf den Lebensgang der ihn besiedelnden Pflanzen, an welcher doch so viele Botaniker mit großem Aufwand von Zeit und Mühe gearbeitet hatten, so rasch hat veralten lassen. Man wußte damals von den Bodenfactoren nur wenig und griff deßwegen nur einzelne derselben, die gerade besonders in die Augen fielen und die man für wichtig erachtete, heraus. Das waren einmal die chemische Zusammensetzung des Bodens, ein andermal seine verschiedene Wassercapacität. Da bildeten sich nun seit der Mitte des 19. Jahrhunderts unter den Pflanzengeographen zwei opponirte Heerlager, deren eines ausschließlich den ersten Gesichtspunkt als Grundlage der Pflanzenvertheilung betrachten wollte, während das andere ebenso ausschließlich alles vom zweiten abhängig erscheinen ließ.

Und wenn an dieser Stelle die chemische Beschaffenheit des Bodens, ein gewiß sehr wichtiger Factor, erst in letzter Linie behandelt wird, wenn ferner bei dieser Gelegenheit Dinge zur Sprache kommen, die füglich oben p. 92 seq. bei der Behandlung der Wasservertheilung im Boden ihren Platz hätten finden können und sollen, so hat das darin seinen Grund, daß es nur auf diese Weise möglich erschien, der

historischen Entwicklung der Lehre von den Bodenfactoren einigermaßen gerecht zu werden.

Wennschon die alten Pflanzengeographen, z. B. Wahlenberg,[2]) sich ihr gegenüber recht skeptisch verhielten, wenngleich A. P. de Candolle[2]) glaubte, alle Pflanzenarten könnten auf jederlei Boden wachsen, so war es doch naturgemäß, daß die Meinung, die in den chemischen Differenzen einen Hauptgrund der Pflanzenvertheilung erblickte, in erster Linie Boden gewann und durchdrang. Sie hatte sich unter dem Eindruck ausgebildet, den ihre zahlreichen Excursionen auf beschränktem Gebiet den Floristen hinterließen (cf. Link[1]), und war von keinem Geringeren als Unger[1]) in bestimmter Form ausführlich dargelegt worden.

Indem nun Unger annahm, daß die floristische Differenz der Kiesel-, Kalk- und Kochsalzböden mit dem Bedürfniß gegebener Pflanzen nach den Hauptbestandtheilen besagter Böden in directer, wenn auch in ihrem Zustandekommen unaufgeklärter Beziehung stehe [vergl. Kerner[1]) v. II p. 489], unterschied er zunächst zwischen bodensteten und bodenvagen Pflanzenarten. Zu den ersteren rechnet er die Salzpflanzen, die kieselsteten und kalksteten Gewächse, von denen er Listen aufstellt. Die bodenvagen ihrerseits theilt er in kalkholde, die zwar auf allen Substraten wachsen können, aber doch die kalkhaltigen bevorzugen, und in kieselholde, die die gegentheilige Vorliebe bethätigen. In der Hoffnung, auf solchem Weg Anhaltspunkte behufs Gewinnung einer tieferen Einsicht auf diesem Gebiet zu finden, wandte man sich nun vergleichenden Analysen der Pflanzen und der Böden, in denen diese erwachsen waren, zu. Aber diese ergaben durchaus keine brauchbaren Handhaben. Bei eingehender Berücksichtigung des bereits vorliegenden Stockes von Erfahrungen auf dem Gebiet hätte man das, zumal Mohl[1]) nachdrücklich auf diese hingewiesen, wohl am Ende voraussehen können. In der Asche sowohl der kalksteten als der kieselsteten Gewächse fanden sich Kalk und Kieselsäure in

wechselnder, oft sehr beträchtlicher Menge, wie denn z. B. das Holz der auf Kieselboden erwachsenen exquisit kieselsteten Castanea vesca nach Fliche und Grandeau[2]) 73,26 % der Asche an Kalk enthält. Man mußte sich gleichzeitig von der Thatsache überzeugen, daß keinem Boden diese beiden Verbindungen in dem Maaße fehlen, daß die darauf wachsenden Pflanzen nicht in der Lage wären, ihren Bedarf daran reichlich zu decken.

Aber Ungers Anstoß erwies sich als sehr fruchtbar. Er fand Nachfolger in den verschiedensten Ländern Europas. Überall wurden Listen von kalksteten und -holden, kieselsteten und -holden Pflanzenarten aufgestellt und es erwuchs mit der Zeit eine fast unübersehbare bezügliche Literatur, die man bei Vallot[1]) und noch vollständiger bei Roux[1]) zusammengestellt findet. Und nun ergab sich das einigermaßen überraschende Resultat, daß diese Listen aus verschiedenen Florengebieten durchaus nicht übereinstimmten; daß dieselbe Pflanze in der einen als kalkstet, in der andern als bodenvag figurirte. So ist z. B. *Pinus montana*, die Legföhre, in den Alpen kalkstet, in den Carpathen bodenvag. Viele andere Beispiele sind bei Christ und bei Contejean[1]) zu finden. Indessen war das nur eine Bestätigung dessen, was Wahlenberg[2]) bereits 1814 ausgesprochen hatte, wenn er eine ganze Anzahl Pflanzen aufzählte, die in den Carpathen nur auf Kalk, in Lappland dagegen auf Granit und Gneiß vollkommen gedeihen. Natürlich mußten so die Listen der sich allerorten gleich verhaltenden Gewächse mehr und mehr einschrumpfen, sodaß es heute schwierig erscheint, auch nur eine kleine Zahl sich absolut constant verhaltender, unabänderlicher Kiesel- und Kalkpflanzen zusammenzustellen. So dürfen etwa als kalkstet bezeichnet werden: *Coronilla Emerus, Hippocrepis comosa*, *Euphorbia Gerardiana*, *Sesleria caerulea*, *Asplenium viride;* als ganz kalkfeindlich dagegen: *Sarothamnus scoparius, Teucrium Scorodonia, Castanea vesca, Ulex europaeus, Sphagnum*, *Helichrysum arenarium*, *Rumex Acetosella*, *Asplenium septen-*

trionale, *Digitalis purpurea*, *Pteris aquilina*, *Pinus Pinaster*. Und unter diesen letzteren finden sich, wie wir sehen werden, immer noch solche, die unter seltenen Umständen auf ausgesprochen kalkhaltige Böden übergehen können.

Bei solchem Stand der Dinge war nun eine Reaction gegen die Anschauungen Ungers und seine Lehre von den kiesel- und kalksteten Gewächsen durchaus natürlich, ja nothwendig. Dieselbe erfolgte denn auch, und zwar in radicalster Weise durch Thurmann,[1]) dem sich in der Folge A. de Candolle,[1]) Contejean und viele Andere anschlossen. Contejean, Schüler Thurmanns und anfänglich sein begeistertster Anhänger, wurde freilich später[1]) vom Saulus zum Paulus und trat eifrig für den chemischen Einfluß des Bodens, den er früher abgewiesen, ein. Thurmann untersuchte die Permeabilität der den Boden bildenden Gesteine für Wasser und nahm dann a priori an, die der daraus entstandenen Böden müsse die gleiche sein. Den darin liegenden Doctrinarismus, der das ganze Gebäude hinfällig macht, hat vor allem Vallot[1]) p. 63 hervorgehoben. So kommt er zu den schroffsten Paradoxen. Der Sand z. B. entsteht aus dem Sandstein; da nun dieser begierig Wasser aufsaugt, so muß auch der Sand das Wasser speichern, einen feuchten Boden darstellen. Mit der Permeabilität fürs Wasser steht nun die Art und Weise der Zerkleinerung und Verwitterung der Gesteine in directer Beziehung und deßwegen mußte er auch diese in Rücksicht ziehen. Aber diese beiden Factoren sind es für ihn allein, die die Vertheilung der Gewächse auf den verschiedenen Substraten beherrschen. Das kommt also, wie Vallot[1]) p. XI mit Recht ausführt, einfach darauf hinaus, daß die Vertheilung der Pflanzen auf den Bodenarten lediglich eine Function von deren Wassercapacität ist, daß jede Art überall da leben kann, wo sie in dieser Beziehung gleiches Verhalten findet; daß also die edaphischen Einflüsse nichts anderes darstellen als directe Consequenzen der Sonnenstrahlung. Von den Salzpflanzen hat Thurmann dabei ab-

gesehen, da deren abweichendes Verhalten doch allzu sehr auf der Hand lag. Klare Darstellungen seiner Anschauungen findet man bei A. de Candolle[3]) und vor allem bei Contejean.[1])

Die Eintheilung der Vegetationsböden nach Thurmanns Principien, von dem Verhalten der Felsarten abgeleitet, ist etwa folgende:

„roches pélogènes perpéliques = eugéogènes,
„ „ hemipéliques,
„ „ oligopéliques = dysgéogènes,
„ psammogènes perpsammiques = eugéogènes,
„ „ hémipsammiques,
„ „ oligopsammiques = dysgéogènes.

Pelogen sind ihm alle Gesteine, die sehr feinkörnige, dichte Böden ergeben; psammogen dagegen die, deren Zerkleinerung schon bei einer gröblicheren Vertheilung abschließt, also sandartige Aggregate producirt. Die mit per, hemi und oligo gebildeten Abtheilungen in jeder beider Categorien entsprechen der Schnelligkeit, mit der die Verwitterung verläuft, also den Bodenmengen, die in gleichen Zeiträumen aus gleichem Volumen des Gesteins sich bilden. Deßwegen werden die mit per bezeichneten Gruppen, wie wir sehen, als eugeogen, die mit oligo als dysgeogen zusammengefaßt. Die mit hemi bezeichneten halten eine Mittelstellung ein.

Die Pflanzen ihrerseits, die diese Böden besiedeln, zerlegt Thurmann im Wesentlichen in solche hygrophilen und xerophilen Characters. Doch haben diese Ausdrücke bei ihm einen ganz andern Sinn als den, in welchem wir sie jetzt verstehen, sie decken sich wesentlich mit den Kiesel- und den Kalkpflanzen anderer Autoren. Die hygrophilen sollen also nach ihm speciell auf den verschiedensten Böden, wenn sie nur eugeogenen Characters, wachsen; die xerophilen (Kalkpflanzen) sollen den dysgeogenen eigen sein, ob sie nun viel oder fast gar keinen Kalk umschließen. Diese seine Thesen sucht er unter Heranziehung einer Menge von Beispielen zu erweisen und im Einzelnen auszuführen.

Man hat nun Thurmann sehr bald entgegengehalten [vergl. z. B. Sendtner[1])], daß seine Theorie in gar vielen Fällen sich mit den Thatbeständen durchaus nicht zusammenreimt, daß Pflanzen existiren, wie z. B. *Castanea vesca*, denen der eu- oder dysgeogene Character des Substrates ganz indifferent ist, die auf Böden jeder seiner Categorien freudig gedeihen, nur vorausgesetzt, daß diese kalkarm sind. Und Chatin[1]) hat das dahin resumirt, daß, in Frankreich wenigstens, lohnende Kastaniencultur nur an solchen Orten möglich sei, wo der Boden nicht über 3—3,5 $^0/_0$ Kalk enthalte. Wir werden freilich sehen, daß das nur mit gewissen Einschränkungen zutreffend ist.

Und einige ganz besonders drastische Fälle, in denen Thurmann, der Theorie entsprechend, Kalkpflanzen (xerophile) auf dysgeogenem, aber kalkfreiem Boden nachgewiesen zu haben glaubte, sind späterhin einfach als Irrthümer klar gelegt worden. Das gilt vor allem für die Kalkpflanzen auf dem oligopsammisch-dysgeogenen Boden des Mail Henri IV. im Wald von Fontainebleau bei Paris, den Thurmann rundweg für „entièrement siliceux“ erklärt hatte. Es ergab sich aber bei genauerer Constatirung der Sachlage, daß überall da, wo dort Kalkpflanzen wachsen, locale Kalkinfiltrationen vorliegen. Die Discussionen über den Gegenstand finden sich bei Vallot[2]) zusammengestellt. Auf den Basalten der Auvergne andererseits hat Contejean[1]) p. 40 die Kalkpflanzen stets nur auf den zersetzten, lösliche Kalksalze bietenden Gesteinsböden vorgefunden, wo hingegen die Kieselpflanzen durchweg die schwer angreifbaren, dysgeogenen Partien besiedeln. Nach Thurmanns Theorie müßte genau das Umgekehrte der Fall sein.

Wenn nun nach alledem sich mehr und mehr die Überzeugung Bahn brach, daß es wenigstens eine Anzahl von Pflanzen gebe, für deren Vorkommen Kalkarmuth des Bodens den Ausschlag giebt, so blieb doch immer noch zu erklären, woher es kommt, daß so viele Gewächse in gewissen Gebieten sich kalkstet oder kieselstet erweisen, während sie sich

in anderen indifferent verhalten, daß ferner die Zahl der ganz exclusiven Arten, die sich überall in gleicher Weise verhalten, eine so sehr beschränkte ist.

Hier ist erst durch Nägeli[4]) der Weg zum Verständniß eröffnet worden, als er den oben p. 103 bereits besprochenen Standortsfactor des Wettbewerbes um den zu besiedelnden Raum an der Erdoberfläche heranzog, den die Autoren bis dahin, einen oder den andern Factor allein voranstellend, nicht gekannt oder doch nicht in Rechnung gezogen hatten. Mittelst einiger gut gewählter Beispiele zeigte er, daß wir es in solchen, anscheinend räthselhaften Fällen mit Pflanzen zu thun haben, die, obschon sie an sich befähigt beiderlei Böden zu besiedeln, sich dennoch einander ausschließen müssen, sobald sie in Wettbewerb treten. Wächst nur ein Glied eines solchen Artenpaares in einer gegebenen Gegend, so besiedelt dasselbe Kalk- und Kieselböden promiscue und giebt sich als bodenvag zu erkennen. Sind dagegen beide vorhanden, dann giebt die bessere Anpassung dem einen derselben auf einem, dem andern auf dem andern Substrat das Übergewicht. Und im Laufe längerer oder kürzerer Zeit wird durch stärkere Entwicklung der besser angepaßten Art die schwächere jeweils völlig verdrängt werden; es wird eine reinliche Scheidung des Wohngebietes beider Glieder des Artenpaares eintreten müssen.

Nägelis bestes Beispiel solcher an sich bodenvager, nur durch gegenseitige Exclusion bodenstet werdender Arten betrifft ein paar alpine *Achilleen*. *Achillea atrata* bevorzugt den Kalkboden, *A. moschata* dagegen kalkarme Schiefertrümmer. Beide sind in Graubündten streng bodenstet; wo der Kalk aufhört und der Schiefer beginnt, da macht *A. atrata* der *A. moschata* Platz, wie dieß im Berninaheuthal in mehrmaligem Wechsel zu beobachten ist. Wenn indeß *A. moschata* vor der Verdrängung durch die andere geschützt ist, dann gedeiht sie auch auf dem Kalk. So fand Nägeli mitten in der Schieferzone des Heuthals einen riesigen Kalk-

block, der von den benachbarten Felswänden abgestürzt war. *A. atrata* fehlte in seiner Schieferumgebung völlig, und so trug er denn eine üppige Colonie der *A. moschata*, der die antagonistische Art nichts anhaben konnte.

Das zweite Beispiel betrifft die Verbreitung der beiden Alpenrosen, von denen *Rhododendron ferrugineum* im Allgemeinen den Urgebirgsboden, *R. hirsutum* den Kalk besiedelt. Doch ist dasselbe nicht so prägnant, wie das von den *Achilleen* entnommene. Denn es giebt einzelne Orte (Rothe Wand bei Schliersee, Kurfirsten bei Wallenstad), wo beide Arten nebeneinander sich duldend, auf Kalkgestein wachsen. Dem Jura ist nun *R. hirsutum* fern geblieben, dort ist allein *R. ferrugineum* vorhanden, unter solchen Umständen gegen seine sonstige Gewohnheit auf Kalkboden wachsend.

Die Verhältnisse an den Kurfirsten, die zu Nägelis Erklärungsweise nicht recht passen wollen, hat neuerdings Baumgartner[1]) eingehend studirt. Er kommt dabei zu dem Schluß, daß die gegenseitige Exclusion der Rhododendren weniger mit der chemischen Zusammensetzung als mit dem Feuchtigkeitsgehalt des Bodens in Beziehung steht, so zwar, daß *R. hirsutum* die trockneren, *R. ferrugineum* die feuchteren Lagen besetzt. Wenn das zutreffend ist, dann würden die Alpenrosen sich besser an das gleich zu behandelnde Beispiel von den Schlüsselblumen anschließen.

Denn für diese zeigt Nägeli, daß die gegenseitige Exclusion von Arten verschiedener Anpassung nicht etwa bloß in Bezug auf die chemische Differenz der Böden statt hat, daß eine solche Scheidung auch nach der physikalischen Beschaffenheit des Substrates erfolgen kann, also nach den von Thurmann in den Vordergrund gestellten Gesichtspunkten. Wo *Primula officinalis* oder *P. elatior* allein vorhanden sind, da wachsen sie in den Wiesen überall, an feuchteren so gut als an trockneren Orten. Sobald sie aber vergesellschaftet vorkommen, dann besiedelt *P. officinalis* ausschließlich die

trockneren, erhöhten Stellen, *P. elatior* dagegen die feuchteren Tieflagen.

Die im Vorstehenden gegebenen Beispiele für Pflanzenarten, die, an sich bodenvag, nur durch den Antagonismus anderer gleichzeitig vorhandener nach verschiedenen Richtungen bodenstet werden können, mögen genügen. Es ist überaus wahrscheinlich, daß viele Species von weiter Verbreitung sich ähnlich verhalten, zumal wohl alle diejenigen, von denen wir wissen, daß sie in verschiedenen Gegenden ihres Verbreitungsgebietes ein differentes Verhalten zeigen.

Allein, wie schon p. 103 erwähnt, gilt das nicht von ihnen allen. Es giebt, wie die dort gegebenen Listen ausweisen, sicherlich Arten, die den kalkreichen Boden allerorten meiden. Genau so sagen Kochsalzböden den meisten Arten nicht zu, die sogen. Salzpflanzen aber, Salicornia, Salsola, Tripolium, Samolus etc., scheinen diesen geradezu aufzusuchen und gedeihen an den von jenen gemiedenen salzigen Orten aufs freudigste. Im Gegensatz zu Unger, der in solchen Fällen positive Vorliebe für Kalk, für Kochsalz annahm, hat wohl zuerst Sendtner[1]) sich dahin ausgesprochen, daß der Kalk einer-, das Kochsalz anderseits auf die sie meidenden Arten eine giftige Wirkung ausüben möge. Diese Anschauung entsprang der Beobachtung der oberbayerischen Moore, in denen er bei Zufuhr von Kalk die Sphagnen, Ericeen und viel andere alsbald und unweigerlich absterben sah. Auf dem von ihm gelegten Fundament hat dann Kerner[3]) weiter gebaut und ihm schloß sich Contejean[1]) an. Sie sind beide der Ansicht, daß der Gehalt an Kalk oder NaCl, falls er eine gewisse Größe überschreitet, viele Gewächse schädige und von den betreffenden Substraten ausschließe. Die Kalk- und Salzpflanzen sind dann nur dadurch bevorzugt, daß sie größere Dosen dieser Gifte vertragen können; sie würden auch auf ihren Fundorten erdrückt werden, wenn die dafür empfindlichen kieselsteten Gewächse ihnen auf diese zu folgen vermöchten. Und da sonach die Kalk- und Salzpflanzen

eurytopischer sind als die anderen, so wird man zweckmäßiger Weise mit Kerner[3]) anstatt von kieselsteten von kalk- resp. salzscheuen, und von solchen, die beides vertragen können, reden. Gute Bestätigung dieser seiner Auffassung fand Kerner in dem Umstand, daß er typische Kalkpflanzen sowohl, als zumal auch Salzgewächse im Innsbrucker Garten in Substraten aufs beste gedeihen sah, die nur sehr wenig Kalk und gar kein Kochsalz enthielten, sobald er nur die Concurrenz antagonistischer Vegetationsgenossenschaften von ihnen fern hielt. Heute sind das ja allbekannte Thatsachen.

Fassen wir zunächst einmal die Halophyten etwas näher ins Auge. Da ist es bekannt, daß sie größere Mengen von Chlornatrium aufzunehmen befähigt sind. So wird ihr Turgor gesteigert, und werden sie dadurch in den Stand gesetzt, die osmotische Wirkung der concentrirteren Bodenflüssigkeit zu überwinden und dieser das ihnen nöthige Wasser zu entnehmen. Die Turgorsteigerung freilich hat ihre Grenzen und erreicht ein Maximum, welches nach Stange[1]) für verschiedene Arten verschiedene Druckhöhe aufweist. Weitere Steigerung der Concentration der Außenlösung führt dann den Tod herbei. Von den von Stange untersuchten Pflanzen ergab die höchsten Werthe *Cochlearia officinalis*, die in Knops Nährlösung einen Stengelturgor von 0,24 Äqu. NaCl bot, bei Zusatz von 0,51 Äqu. NaCl zu derselben Nährlösung diesen auf 0,90 Äqu. NaCl erhöhte. Wie groß die Differenzen der Fähigkeit solcher Turgorsteigerung bei verschiedenen Pflanzen ausfallen, zeigen Keimungsversuche, bei welchen für *Plantago maritima* und *Salsota Kali* bis zu 0,25 Äqu. NaCl im Substrate Wachsthum erzielt wurde, während es andererseits gelang, *Cochlearia* noch mit 0,42 Äqu. NaCl-Solution groß zu ziehen. Gewisse *Diatomeen* und *Chlamydomonaden* wachsen und gedeihen noch in Lösungen, die 17,8 % Kochsalz enthalten Stange,[1]) und ebenso sah Eschenhagen[1]) *Aspergillus* und *Penicillium* in bis 17 resp. 18 % Kochsalz wachsen.

Bei den Landhalophyten, die 2—3 % Kochsalzlösung im Boden ohne jede Schädigung dulden, geht Hand in Hand mit der Turgorsteigerung nicht bloß Zunahme der Blattsucculenz, sondern es treten, wie Lesage[1]) zeigte, auch Änderungen des inneren Baues ein, die wesentlich auf Verminderung der transpirirenden Fläche abzielen. Ferner hat Schimper[1])[2]) darauf hingewiesen, daß gleichzeitig auch sonst vielfach Einrichtungen sich einstellen, die eben diesem Verdunstungsschutz dienen. Als solche erwähnt er derbe Epidermis, Wachsüberzüge derselben, Einsenkung der Stomata in tiefe Gruben und dergleichen mehr. In allen diesen Beziehungen kommen eben die Halophyten den ausgesprochensten Xerophyten nahe und das auch solcher Orts, wo sie nasse, ja sumpfige Standorte bewohnen, oder wie die Mangrove geradezu im Meerwasser leben.

Während, wie gesagt, die Halophyten in Böden mit 2—3 % Kochsalz trefflich gedeihen, werden die übrigen Landpflanzen in der Regel schon bei viel geringerer Salzconcentration des Substrates recht schwer geschädigt. Dabei scheinen dann Störungen der normalen Assimilationsfunctionen eine Rolle zu spielen, wie solches die Sistirung der Stärkebildung im Chlorophyll der Blattzellen darthut. Beim Mais z. B. wurde in Schimpers[2]) Versuchen schon durch Cultur in 0,5 % Kochsalzlösung vollkommener Stillstand des Wachsthums erreicht. Wie Sendtner und Kerner sieht Schimper hierin eine Chlornatriumvergiftung. Er nimmt an, daß der angestrebte Transpirationsschutz, der in der xerophilen Ausbildung sich kund giebt, dazu diene, starke Wasseraufnahme entbehrlich zu machen und so schädlicher Anhäufung von $NaCl$ im Gewebe vorzubeugen. Die von Schimper angegebenen Thatsachen hat dann auch Stahl[4]) bestätigt. Er führt aber die Assimilationsstörung, die bei den nicht an Kochsalz adaptirten Gewächsen eintritt, auf Grund seines Nachweises des Geschlossenbleibens von deren Stomata einfach auf Hunger nach CO_2 zurück. Bei den Halophyten dagegen sah

er die Stomata offenbleiben und der Kohlensäurezufuhr kein Hinderniß in den Weg legen. Klarheit dürfte indessen auf diesem schwierigen Gebiet durchaus noch nicht erzielt sein. Denn nachdem, im Gegensatz zu Stahl, Rosenberg[1]) auch bei den Halophyten die Stomata geschlossen fand, werden weitere bezügliche Untersuchungen abgewartet werden müssen.

Die bislang in Betracht gezogenen Landhalophyten verhalten sich sammt und sonders ziemlich euryhalin, sie können sich mit wechselnden Quantitäten von Kochsalz abfinden. Anders steht es dagegen mit den Meeresalgen, die, nicht im Boden wurzelnd, ringsum von Wasser umgeben werden, welches Chlornatrium und Chlormagnesium in einer Concentration enthält, die von 1—4 $^0/_0$ schwankt (Mittelmeer nahezu 4 $^0/_0$, Atlantischer Ocean 3,5 $^0/_0$, Ostsee in allmählicher Gradation von 2,50—0,15 ostwärts absteigend. Die meisten dieser Meeresalgen vertragen nun jeden Concentrationswechsel sehr schlecht, werden dadurch in ihrem Gedeihen geschädigt und erweisen sich also als exquisit stenohalin, wie Oltmanns[1]) darlegte. Seine Resultate haben freilich durch Noll[1]) einige Einschränkung erfahren, welcher zeigte, daß Oltmanns Culturen sich nicht immer in den günstigsten Ernährungsbedingungen befanden, sind indeß im Großen und Ganzen nicht verändert worden. Nun sind aber nicht alle diese Formen in gleichem Maaße stenohalin und giebt es sogar einzelne recht euryhaline Arten unter der Menge der anderen. Diese dringen dann in die Brackwasserästuarien der Flüsse ein, nur sie verbreiten sich in den Breitling bei Rostock; sie allein bilden nach Gomont[1]) die local verarmte Algenvegetation an solchen Stellen der Normannischen Küste, an denen untermeerische Quellen süßen Wassers hervorbrechen. Und in die Oststee sind, wie Reinke[1]) ausführt, nur die euryhalineren Arten der Nordsee eingewandert, deren im Westen, bei Kiel, noch beträchtliche Zahl zusehends, je weiter man nach Osten zu fortschreitet, dem verminderten Salzgehalt entsprechend abnimmt.

Wie es Halophyten giebt, so haben wir auch Nitrophyten, die im Gegensatz zu anderen Pflanzen größere Mengen von Nitraten aufnehmen und deßhalb an Orten gedeihen können, an welchen die Bodenlösung eine stärkere Nitratconcentration aufweist. Sie bieten, wie Schimper[2]) p. 140 gezeigt hat, ein ganz analoges Verhalten wie jene und bilden die vorwiegende Vegetation an Orten großen Ammoniakreichthums, Komposthaufen und dergleichen, auf welchen andere Gewächse ihnen wenig oder keine Concurrenz zu machen vermögen. Auf solchen Composthaufen sah Schimper, daß die Keimlinge von *Acer*, *Aesculus*, *Trifolium*, *Melilotus*, *Cytisus* kümmern und von anderen, *Solaneen*, *Cruciferen*, *Chenopodiaceen*, *Urticeen*, *Fumaria*, überwuchert werden. Und daß specifische Eigenschaften des Salpeters so gut wie des $NaCl$ bei den Halophyten in Betracht kommen, das ergiebt sich aus Stanges[1]) Angabe, wonach die Nitrophyten Kochsalz, die Halophyten dagegen Salpeter nur in verhältnißmäßig geringer Menge vertragen können.

Wie wenig wir indessen über die Gründe für das Gedeihen oder Nichtgedeihen gegebener Pflanzen auf salz- und salpeterhaltigen Böden unterrichtet sind, das dürfte aus dem bisher Gesagten zur Genüge hervorgehen. In jedem Fall aber ist es der Concentrationsgrad, der für die schädliche Einwirkung bestimmend wird, genau so, wie das bei anderen notorisch giftigen Verbindungen statt hat, die ja gleichfalls in ganz minimaler Dosis unschädlich ausfallen und sogar entwicklungsfördernden Einfluß zeigen können. Viele Beispiele hierfür findet man bei Jost[2]) p. 107 zusammengestellt. Sollen ja doch derartige Gifte, wie K_2AsO_3 und $HgCl_2$, bei Algen und Pilzen in oligodynamer Dosis förderlich sein. Wie verschiedenartig sich das Kupfersulfat in seiner Wirkung auf Pflanzen erweist, ist durch die Arbeiten mit Millardets Bordeauxbrühe so recht zu Tage getreten, welche Rebe und Kartoffel im Wachsthum fördern soll, während das darin wirksame $CuSO_4$ selbst in millionfacher Verdünnung *Spirogyren*

tödtet Nägeli[5]) und das Eindringen der Keime von *Peronospora Viticola* in die Rebblätter verhindert.

Was nun für die im Bisherigen besprochenen Salze in ihrem Verhalten zur Pflanze gilt, das wird schließlich auch für das Gedeihen oder Nichtgedeihen gegebener Arten auf kalkreichen Substraten maßgebend sein. Hat doch Correns[2]) nachgewiesen, daß Kalksalze die Reizempfänglichkeit des *Drosera*blattes ganz aufheben. Da wird man wohl auch in anderen Fällen analoge Giftwirkungen annehmen dürfen, obwohl man desbezüglich noch viel unvollkommener als für andere Verbindungen unterrichtet ist, und neue zusammenhängende Untersuchungen dringend wünschenswerth wären. Das Gebiet ist leider in neuerer Zeit sehr wenig cultivirt worden, für seine fruchtbare Behandlung dürfte wohl ein weiterer Ausbau der Wasserculturmethoden eine unumgängliche Vorbedingung sein. Immerhin giebt es einige wenige Arbeiten, in welchen Gesichtspunkte eröffnet werden, die sich möglicher Weise in Zukunft als fruchtbar erweisen können. Es sind das die Untersuchungen von Fliche und Grandeau[1])[2])[3]) über *Pinus Pinaster*, *Cytisus Laburnum* und *Castanea vesca*. Und ganz neuerdings ist für den letzteren Baum noch eine Untersuchung von Arnold Engler[1]) erschienen, die freilich zu anderen Schlüssen als die Fliches und Grandeaus gelangt.

Über die Verbreitung von *Castanea vesca* liegen ziemlich eingehende Untersuchungen vor, die man bei Contejean[1]) und Vallot[1]) zusammengestellt findet. Sie ergeben, daß der Baum den kalkreichen Boden überall meidet, und daß er mit mehr als 3 % Kalk im Allgemeinen nicht wachsen kann. Chatin[1]). Von den scheinbaren Ausnahmen wird nachher noch zu reden sein. Wirkliche Ausnahmen statuirt nur Arn. Engler,[1]) der ihn in der Schweiz auf Verwitterungsböden mit 8,9 und 22 % Kalk gefunden zu haben angiebt. Nun haben Fliche und Grandeau[2]) das Verhalten von Kastanienpflanzungen untersucht, die in einem und demselben Wald bei Troyes, dem bois de Champfêtu, auf sehr wechselndem Substrat angelegt

worden waren, und die je nach der Bodenqualität sehr verschiedene Resultate ergeben hatten. Der Untergrund besagten Waldes besteht durchweg aus senonem Kalkstein, ist aber von einer mehrere Meter mächtigen Schicht sandigen, kalkarmen Diluvialbodens bedeckt. Nur in den tief eingerissenen Ravins tritt der Kreideboden an deren Böschungen zu Tage. Auf dem Diluvialplateau gedeiht die Kastanie nebst *Sarothamnus* und *Calluna* ganz vortrefflich; sie will aber in den Ravins, soweit eben die Kreide reicht, absolut nicht wachsen. Nur an solchen Stellen, wo das Diluvium bloß eine Beimischung von Kalktrümmern erfahren hat, haben sich von den Pflanzungen noch einzelne Sträucher, aber in elendem, krüppligem Zustand erhalten. Ihre Blätter sind chlorotisch, die Chloroplastiden spärlich und klein. Auch der Stärkegehalt des Blattparenchyms erwies sich dem der gesunden Bäume gegenüber sehr vermindert.

Die chemische Analyse der Böden beiderlei Art ergab für den Diluvialboden 0,20—0,34 Kalk, 0,03—0,07 Kali, für den Kreideboden 24,04—29,72 Kalk und 0,01—0,16 Kali, die der Asche des Kastanienbaums dagegen, insofern er auf Diluvium erwachsen und gesund, für die Blätter 45,37 Kalk, 21,67 Kali, 1,07 Eisenoxyd, für das Holz 73,26 Kalk, 11,65 Kali, 2,04 Eisenoxyd. Auf der andern Seite liefert die Untersuchung der auf dem Mischboden stehenden Kümmerlinge eine Blattasche mit 74,55 Kalk, 5,76 Kali, 0,83 Eisenoxyd, eine Holzasche mit 87,30 Kalk, 2,69 Kali, 1,27 Eisenoxyd. Die vollständigen Analysen findet man bei Schimper[1]) p. 109 und 110 reproducirt.

Daraus ergiebt sich also, daß der Baum selbst dem kalkärmsten Boden sehr viel von dieser Verbindung entnimmt, daß er im Kalkboden sich noch weiterhin daran anreichert, womit alsdann indessen eine starke Herabsetzung des Kali- und eine mäßige des Eisengehaltes Hand in Hand geht. Bei der Bedeutung von Kali und Eisen für die Ernährung der Pflanzen könnte das die Schädigung des Baumes durch den

Kalkboden schon begreiflich erscheinen lassen, wennschon deren Gründe sich daraus nicht unmittelbar ableiten lassen. Und in dieser Auffassung der Sachlage wird man durch Fliches und Grandeaus[3]) Befunde bei *Cytisus Laburnum*, der eine kalkholde Pflanze ist, nur bestärkt. Hier ist, ob der Baum auf Kalk oder auf Diluvium erwachsen, der Kalkgehalt zunächst in allen Fällen viel geringer als bei *Castanea.* Auch die Anreicherung der Asche an Kalk bei auf Kalkboden erwachsenen Pflanzen fällt viel minder ins Gewicht und wird, was besonders zu beachten, durchaus von keiner Verarmung an Kali begleitet. Die Analyse der Zweig- und Knospenasche des *Cytisus* ergab nämlich für die Pflanzen des Diluvialbodens 27,15 Kalk, 23,77 Kali, 3,05 Eisenoxyd, für die des Kreidesubstrates 29,23 Kalk, 24,50 Kali, 2,74 Eisenoxyd. Des Weiteren haben dieselben Autoren noch .zwei andere wenig bekannt gewordene Untersuchungen publicirt, deren Kenntniß ich Fliches Freundlichkeit verdanke. Sie beziehen sich auf *Calluna* Fliche et Grandeau[3]) und auf *Erica multiflora* und *cinerea* Fliche,[1]) die zum Vergleich herangezogen wurden, und wenden sich gegen Thurmann, indem sie nachweisen, daß Feuchtigkeitsgehalt des Bodens sowie klimatische Differenz gar keinen Einfluß auf die Zusammensetzung der Asche dieser Gewächse äußern. *Calluna* und *Erica cinerea* sind kalkfeindlich, *E. multiflora* dagegen ist kalkhold.

Eine sehr merkwürdige Thatsache berichtet Vallot[1]) auf die Mittheilung des Dr. Bonnet hin. Im botanischen Garten zu Dijon nämlich, wo die Kastanie auf dem Kalkboden durchaus nicht gedeihen will, habe man versucht, sie auf eine Eiche zu veredeln. Auf diese Weise habe man dann einen prachtvollen Baum erhalten. Wenn sich diese überaus interessante Angabe bestätigen sollte — im botanischen Garten zu Straßburg sind solche Veredlungen bis jetzt nicht gelungen —, so würde der Sitz der Schädigung des Baumes durch das Kalkübermaß wohl im Wurzelsystem gesucht werden müssen. Arnold Engler[1]) freilich hat, gestützt auf seine oben erwähnten

Befunde, die Ansicht ausgesprochen, daß der Kalk der Kastanie überhaupt nicht schade, daß sie aber, weil sie sehr kalibedürftig, nur auf solchen Kalkböden gedeihe, die viel Thonerdesilicate enthalten und deßhalb das Kali stark absorbiren und vor Auswaschung schützen. Mir erscheint das überaus unwahrscheinlich, denn einmal weiß man, wie sehr die Pflanzen befähigt sind, ihren Kalibedarf aus Böden zu decken, die nur wenig davon enthalten, und andererseits spricht der gepfropfte Kastanienbaum in Dijon, der freilich dringend genauerer Untersuchung bedürfte, direct dagegen, da das gute Gedeihen des Baumes nach Pfropfung auf Eiche zeigt, daß der Boden die nöthige Menge von Kali unzweifelhaft zur Verfügung stellte. Im Straßburger Garten lebt die Kastanie zwar, aber nur in der allerkümmerlichsten Weise und stellt ein kleines wachsthumsloses Bäumchen dar. Das Horizontalwasser, aus dem die Straßburger Wasserleitung ihre Speisung entnimmt, enthält in 100000 Theilen 8,76 Kalk, 1,68 Kali auf eine Gesammtmenge der festen Bestandtheile von 26,2. Die vollständige Analyse findet man bei Winogradsky.[1])

Es war oben von einigen von Vallot[1]) herangezogenen scheinbaren Ausnahmen die Rede, die Kastanienbäume auf Kalksteinböden betrafen. Es handelt sich dabei um die Bäume von St. Guilhem le Désert bei Montpellier und die des Mte. Maggiore bei Fiume. Nach Vallot sind die Bäume von St. Guilhem nicht gerade üppig, wennschon gesund; sie ähneln von weitem dicken Apfelbäumen, woraus wohl zu schließen, daß sie sich nicht in optimalen Existenzbedingungen befinden. Nun besteht der Boden, in dem sie wurzeln, aus 74 $^0/_0$ harten Kalkbrocken und 26 $^0/_0$ rother Feinerde, die den Character der früher erwähnten terra rossa trägt. Die Kalksteine ergeben 96 $^0/_0$ Kalkcarbonat und 0,58 Thonerde und Eisenoxyd nebst einem Rest von Silicaten; die terra rossa neben unveränderten Silicaten von Thonerde, Kalk und Magnesia nur 3,40 Kalkcarbonat, 6,89 Thonerde und Eisenoxyd. Der Kaligehalt wird wohl gering sein, da er keine

Erwähnung findet. Man fragt sich natürlich, wohin bei der Verwitterung der Steine all' das Kalkcarbonat gekommen ist. Jedenfalls aber zeigt es sich, daß der Boden, der die Kastanien ernährt, wennschon er aus dem harten Kalkstein entstanden sein muß, thatsächlich dem Baum nur wenig Kalk zur Verfügung stellt und sich innerhalb der Chatin'schen Grenzzahl hält.

Zu den kalkfeindlichsten Gewächsen rechnete man bisher allgemein die Torfmoose. In Folge dessen mußte es Aufsehen erregen, als Graebener[1]) p. 112 mittheilte, daß *Sphagnum* sich auf Kreide sehr wohl cultiviren lasse und daß er bei C. A. Weber in Bremen selbst dergleichen Culturen gesehen habe. C. A. Weber hat sich nur ganz gelegentlich anmerkungsweise darüber ausgesprochen,[6]) p. 10; er ist leider, wie er mir mündlich mittheilte, noch nicht zu der beabsichtigten und dringend wünschenswerthen bezüglichen eingehenderen Publication gekommen. Er sagt an der angezogenen Stelle, die ich wegen ihrer Schwerzugänglichkeit in toto reproducire: „Daß der Kalkgehalt derartiger Gewässer den Torfmoosen unmittelbar verderblich sei, ist eine Behauptung, die bei den allermeisten durch den Culturversuch widerlegt wird. Ich habe *S. cymbifolium*, *fuscum*, *acutifolium*, *recurvum*, *fimbriatum* und *platyphyllum* mehrere Jahre lang in meinen Culturcylindern am Fenster freudig gedeihen sehen, obwohl ich die Pflanzen theils mit Kalkpulver geradezu imprägnirt hatte, theils mit dem sehr kalkreichen Weserwasser regelmäßig befeuchtete. *S. recurvum* hat unter dieser Behandlung sogar fructificirt, obwohl die sonstigen Culturbedingungen (namentlich die Beleuchtung) nicht allzu günstig waren. Nur *S. medium* ist mir bei der unmittelbaren Berührung mit Kalkpulver zu Grunde gegangen, vertrug aber das Weserwasser." Immerhin muß die Vegetationskraft der Moose bei solcher Cultur eine Beeinträchtigung irgend welcher Art erfahren, denn nach C. A. Webers mündlicher Mittheilung gelingen diese Versuche nur mit Reinculturen und werden die Sphagna bei Vorhanden-

sein anderer Pflanzen sofort überwältigt. Man sieht auch hier wieder, wie viel auf diesem Gebiet noch der Aufklärung harrt.

Schon Eingangs dieses Abschnittes ist nachdrücklich darauf hingewiesen worden, daß die möglichen Combinationen der zahlreichen und disparaten Factoren eine ungeheure Zahl verschiedener Standortsvarianten ergeben müssen, die den Pflanzenspecies zur Verfügung stehen; daß diese ihrerseits sich bezüglich der Auswahl unter besagten Varianten sehr verschiedenartig erweisen, daß manchen außerordentlich viele Combinationen zusagen, während andere viel weniger genügsam sind und streng auf eine oder wenige Standortsqualitäten localisirt erscheinen.

Da wäre denn nun zum Schluß noch auf einen weiteren Gesichtspunkt kurz hinzuweisen, den neuerdings Klebs[1][2]) besonders betont hat und der die Complication der hier in Frage stehenden Verhältnisse außerordentlich zu steigern geeignet ist, den wir aber bislang nur in wenigen aus der Reihe der niederen Gewächse entnommenen Fällen in seiner pflanzengeographischen Bedeutung würdigen können. Der Entwicklungsgang einer Pflanze besteht aus zahlreichen Einzelfunctionen, die in regelmäßiger Succession verlaufen, wie Keimung, Vegetation, ungeschlechtliche Fortpflanzung, Bildung von Sexualproducten etc. Dabei brauchen diese nicht immer alle in dem Leben des einzelnen Individuums durchlaufen zu werden, ein Pilz kann z. B. viele Generationen hindurch sich nur auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen, ohne deßhalb dem Untergang zu verfallen. *Lycopodium Phlegmaria* würde in der Prothallialgeneration allein auch dann weiter bestehen, wenn ihm die Fähigkeit, den Sporophyten zu erzeugen, ganz verloren ginge. Treub[3]). Und ebenso würde es sich bei gewissen Farnen, z. B. *Vittaria*, verhalten. Göbel[3]). Schon bei der Betrachtung der Cardinalpunkte der Temperatur ist nun darauf hingewiesen worden, daß jede dieser Functionen ihre eigenen äußeren Bedingungen, d. h. ihre bestimmten

Standortsformen erfordert und nicht eintreten kann, wenn diese nicht realisirt werden. So zeigte Klebs[2]) II, daß man *Saprolegnia mixta* und *Vaucheria repens* durch fortgesetzte frische Nahrungszufuhr an der Fortpflanzung hindern und Jahre hindurch in unveränderter vegetativer Entwicklung erhalten kann. Auch hier kann Eurytopie und Stenotopie in verschiedenstem Maaße sich geltend machen, wofür u. a. die metöcischen Uredineen unzählige geeignete Beispiele aufweisen. In der Regel scheint Stenotopie zumal bei der Bildung der Sexualfructificationen in Frage zu kommen, wofür leicht zahlreiche Exempel zusammengebracht werden können. Man denke nur an die *Uncinula spiralis*, die auf den wilden Reben Nordamerikas ihre ganze Entwicklung normaliter durchläuft, die indeß ihre stenotopen Sporocarpien auf unserer *Vitis vinifera* nicht zur Ausbildung bringt, obwohl diese den Ablauf aller übrigen Lebensphasen des Pilzes durchaus zuläßt. *Cystopus cubicus* bildet seine Oogonien fast ausschließlich auf *Scorzonera hispanica*, während er auf zahllosen *Ligulifloren* seinen sonstigen Entwicklungsgang bis zur Conidienbildung durchmacht. Es ist bekannt, daß es eine Menge von *Ascomyceten* giebt, die nur unter selten und gelegentlich realisirten Bedingungen es zur Bildung ihrer sexuellen oder apogamen Sporocarpien bringen. Da steht denn zu vermuthen, daß man diese in jedem Augenblick würde veranlassen können, wenn man die stenotope Standortsbeschaffenheit, deren Eintritt besagte Entwicklung auslöst, zu ermitteln und nach Belieben herzustellen vermöchte.

V. Die Besiedelung des Standorts durch die Art.

Wenn wir sehen, daß die Pflanzenarten auf der Erde in stetem Wechsel begriffen sind, daß alte verschwinden, nachdem sie neuen einzeln oder gruppenweise den Ursprung gegeben haben, wobei eine inhaerente progressive Fortbildung mit den Reizen, die die verschiedenen Standorte auslösen,

Hand in Hand geht, dann können wir unmöglich annehmen, daß die einzelnen Species gleichzeitig an allen Punkten der Erdoberfläche hervorgetreten seien. Eine jede derselben muß vielmehr in ihrer Entstehung an bestimmte, räumlich begrenzte Areale gebunden gewesen sein, welche allerdings in größerer Ausdehnung oder Beschränkung, in Ein- oder Mehrzahl gedacht werden können. Und es stimmt ja auch die so postulirte räumliche Begrenzung der Entstehungsareale durchaus mit der alltäglichen Beobachtung überein, die uns lehrt, daß die Verbreitungsgebiete der heute bestehenden Arten zwar von sehr wechselnder Ausdehnung sind, aber doch immer räumlich beschränkt erscheinen. Immerhin wird, unter Berücksichtigung des Gesagten, stets mit der Möglichkeit monotoper und polytoper Artentstehung gerechnet werden müssen.

Halten wir im Folgenden zunächst an der Annahme eines einheitlichen Entstehungsgebietes der Species, also an ihrer monotopen Ausbildung fest und verschieben wir die Behandlung dessen, was bezüglich der gegentheiligen Möglichkeit gesagt werden kann, bis zum Schluß des Abschnitts, so ergiebt sich das Folgende.

In der Gegend, in der eine Art entstand, in welcher sie den gegebenen Standortsverhältnissen besser angepaßt war als ihre Muttersippe, wird sie alle geeigneten Localitäten mit der maximalen Zahl von Individuen besetzen, die die Concurrenz mit andern an derselben Stelle lebenden Sippen eben gestattet. Und dieses numerische Gleichgewichtsverhältniß der verschiedenen concurrirenden Arten wird, einmal zu Stande gekommen, gegebenen Orts so lange erhalten werden, als nicht Störungen durch Hervorbildung neuer in den Wettkampf eintretender Sippen hinzukommen.

In allen Fällen wird dabei die Sippe danach streben, das ihr ursprünglich eigene Wohngebiet zu vergrößern. Denn die Individuen derselben, die in einer begrenzten Gegend leben, liefern stets viel mehr Samen, als zur Erhaltung der maximalen möglichen Individuenzahl in dieser benöthigt

werden. Es sind also stets überzählige Keime in Menge vorhanden, die entweder zu Grunde gehen oder die Grenzen des Wohngebietes der Sippe durch Eroberung neuer Standorte erweitern müssen. Wenn freilich solche Erweiterung gelingen soll, dann müssen die Keime außerhalb des ursprünglichen Entstehungsgebietes auf Standorte gelangen können, die ihnen die Bedingungen der Existenz und der Fortpflanzung gewähren. Dazu sind sie nun in sehr verschiedenem Maaße befähigt; am günstigsten unter ihnen sind diejenigen situirt, denen Verbreitungsmittel eigen sind, die ihre Wanderung von Ort zu Ort erleichtern.

Die allergeringste Wanderungsbefähigung werden extrem stenotope Parasiten aufweisen, die ganz streng an einzelne bestimmte Nährpflanzen angepaßt sind. Wenn z. B. *Orobanche amethystea* nur auf *Eryngium*, *O. lucorum* nur auf *Berberis vulgaris*, *Myzodendron punctulatum* nur auf der Feuerländischen *Fagus antarctica*, *Peronospora calotheca* nur auf *Asperula odorata* wachsen kann, so werden diese ihr Wohngebiet niemals über dasjenige der Nährpflanze hinaus zu vergrößern im Stande sein. Und wenn andererseits eine Sippe für die Bestäubung ihrer Narben so engbegrenzte Anpassungen an bestimmte Thierarten ausgebildet hat, wie solches nach Kronfeld[1]) für *Aconitum* und *Bombus*, für *Yucca*-Arten nach Riley[1]) der Fall sein soll, wie es ferner für *Ficus Carica* gilt, dann wird wiederum die Verbreitung der Art über das Wohngebiet des Insektes hinaus nur dann möglich sein, wenn dieses etwa der Pflanze zu folgen im Stande sein sollte. Das ist nun gerade bei dem Feigenbaum innerhalb gewisser Grenzen der Fall. Denn er ist eine lignose, langlebige Pflanze, deren Samen recht wohl, über das ursprüngliche Gebiet hinaus verbreitet, neuen Bäumen den Ursprung geben kann, die durch viele Jahre leben und blühen werden, allerdings zunächst ohne Samen zu reifen. Gelangt aber dann auch die Blastophaga in die so entstandene Erweiterungszone seines Wohngebietes, so kann sie, da sie dort blühende Bäume vorfindet,

sich halten und festsetzen. Ein Wanderungsschritt der durch *Ficus Carica* und *Blastophaga* gebildeten Genossenschaft wird dann perfect geworden sein. Höchst instructiv nach dieser Richtung ist die Geschichte der Cultur der Smyrnafeige in Californien, wie sie G. Eisen[1][2]) dargestellt hat. Hier hat das Wohngebiet der Pflanze durch die Überführung der *Blastophaga* nach Californien eine, freilich durch menschlichen Eingriff bedingte, gewaltige Erweiterung erfahren.

Je weniger streng nun die Anpassungen an den Standort specialisirt sind, um so leichter wird eine Erweiterung des Wohngebietes statt haben können. *Orobanche minor*, *Viscum album*, die zahlreiche Nährpflanzen bewohnen, ebenso alle Blumen, deren Bestäubung durch sehr zahlreiche Insektensippen in gleich wirksamer Weise erfolgt, mögen als Beispiele dienen.

Betrachten wir nun in Kürze die Mittel, die den Pflanzen für die Verbreitung ihrer Früchte und Samen auf fernabliegende, zu erobernde Fundorte hin zu Gebote stehen.

Das zuerst in die Augen fallende dieser Verbreitungsmittel ist der Wind, über dessen Wirksamkeit bei der Samenverbreitung sich bei Kerner[1]) und Vogler[1]) vielerlei Angaben finden. Letzteren Orts sind auch reiche Literaturcitate gegeben. Er trägt die Früchte und Samen in die Höhe und kann sie unter Umständen weithin transportiren. Natürlicher Weise wird die Distanz um so beträchtlicher sein, je leichter die Früchte sind, je mehr Flächenentwicklung sie aufweisen. Daß indeß durch den Wind auch schwerere Körper unter Umständen weit fortgetragen werden können, beweist der von Vogler[1]) beschriebene Hagel, der am 30. August 1870 an der Lucendrobrücke der Gotthardstraße beobachtet wurde. Er bestand aus Chlornatrium-Krystallen im Gewicht von 0,5 bis 0,8 g, deren Herkunft leider nicht absolut sichergestellt werden konnte. Doch müssen sie wohl von irgend einem Punkt der benachbarten Mittelmeerküste, wenn nicht gar von Nord-Afrika stammen. Nordenskjöld[1]) p. 213 freilich

meinte, diese Salzkrystalle seien vom Himmel gefallen und kosmischen Ursprungs.

Besonders günstige Anpassung für Windverbreitung haben wir nun in folgenden Fällen. Erstens bei sehr winzigen, staubartigen Samen oder Sporen, wie die der Farne, *Orchideen*, *Nepentheen* und *Cinchonen*, bei welch' letzteren noch Flügelbildung hinzukommt. Für die Windverbreitung der *Orchideen* mögen ein paar Beispiele genügen. Im Rohnswäldchen bei Göttingen, welches im freien Feld durch allmähliche Anpflanzung entstanden ist, sind neuerdings mit der Lichtstellung des Nadelholzes *Cephalanthera pallens* und andere *Orchideen* aufgetreten, deren Samen aus dem $^1/_2$ Stunde entfernten Göttinger Wald herbeigeweht sein müssen. *Goodyera repens* fehlte in meiner Jugend der Umgegend von Gießen vollständig, ist aber jetzt bei der Lichtstellung der angeschonten Kiefern an mehreren Stellen plötzlich aufgetreten. Dieselbe Pflanze wächst heute nach Mouillefarine[1]) in der Forêt de Fontainebleau bei Paris häufig; man kennt sie seit 1854. Und damals waren die Vogesen ihr nächster bekannter Wohnort. Auf der Insel Krakatau in der Sundastraße, die durch den Vulkanausbruch im Jahre 1883 von aller Vegetation entblößt worden war, fand Treub,[1]) als er sie drei Jahre später 1886 im Juni besuchte, als erste Ansiedler hauptsächlich Farne vor.

Weiter kann die Ausbildung von Flügeln, wie bei der Esche, der Birke, dem Ahorn, den *Dipterocarpeen*, selbst ziemlich große und schwere Früchte zur Windbeförderung disponiren. Ebenso auch die Entwicklung von Haarschöpfen oder haarbesetzten Borstenkränzen, die wie Fallschirme wirken. Wir haben dergleichen bekanntlich an Samen (*Asclepias*, *Populus*), an ganzen Früchten (*Compositen*, Fahnenflagellen von *Myzodendron*, *Clematis*), an den diese umgebenden Deck- und Vorblättern (*Stipa*, *Aristida* u. a. mehr). Ferner treibt der Wind verschiedentlich Früchte oder ganze Fruchtstände, ohne sie emporzuheben, auf weite Strecken über den ebenen Boden rollend fort. Die walzenrunden Früchte von *Cachrys*,

die von *Medicago*, die kugeligen Fruchtköpfe von *Paronychia*, die großen Köpfe des tropischen Strandgrases *Spinifex* mögen beispielsweise genannt sein. Desgleichen die sogenannten Steppenläufer, ganze Pflanzen, die der Wind weithin über den Steppen- und Wüstenboden rollt, wie *Plantago cretica* und *Anastatica hierochuntica*, wie die merkwürdige *Crucifere* der Wüste Gobi, *Pugionium cornutum*, die erst vor kurzem von Przewalsky in lebendem Zustand und in loco natali gefunden wurde, nachdem sie schon ein Jahrhundert in Form dürrer Steppenläufer bekannt war. Den einzigen einheimischen Repräsentanten dieser Art bildet *Rapistrum perenne*.

Eine nicht zu vernachlässigende Rolle spielt die Verbreitung der Gewächse durch das Wasser unserer Bäche und Ströme. Sehr zahlreiche Alpenpflanzen werden vom Rhein, dem Inn und der Isar thalabwärts verschleppt, sich hier und da ansiedelnd. Viele davon freilich vermögen sich nicht auf die Dauer an den neuen Standorten zu halten, sie müssen, wie z. B. *Linaria alpina*, stets von neuem zugeführt werden. Aber *Typha minima*, *Myricaria germanica*, *Epilobium Dodonaei*, *Bryum versicolor*, die gewiß auf diese Art herabbefördert worden sind, haben sich zu constanten Bürgern der Straßburger Rheinflora ausgebildet.

Noch wichtiger sind die Meeresströmungen, die ins Meer gelangte Früchte und Samen, insofern sie im Salzwasser schwimmen, was allerdings nicht bei allen der Fall, an weit entfernte Küsten tragen und dort ablagern können. An Norwegens Küste und an den Orkney-Inseln werden, wie allbekannt, mitunter Cocosnüsse, *Cassia Fistula*, Samen von *Mucuna pruriens*, *Entada*, *Guilandina Bonduc* und *Abrus precatorius* angespült, die der Golfstrom herbeigeführt hat. Zusammenstellungen solcher Funde hat Hemsley[1]) v. I Append. gegeben. Schimper[2]) hat gezeigt, daß die Schwimmfähigkeit dieser Früchte und Samen daher rührt, daß sie in ihrer Schale lufthaltige Hohlräume oder doch an deren Stelle ein lockeres Schwimmgewebe mit lufthaltigen Interstitien auf-

weisen. Ob aber solche Driftsamen keimen, das hängt wesentlich ab von der Zeitdauer, die sie schwimmend zubringen mußten. Denn es giebt verhältnißmäßig wenige Gewächse, die ihre Keimkraft unter solchen Umständen längere Zeit unbeschädigt erhalten. Und wie begreiflich, sind es Halophyten und andere Strandbewohner, die unter diesen in erster Linie figuriren. Besonders deutlich ergiebt sich das bei der Betrachtung der sich neu entwickelnden Vegetation auf der bereits p. 85 angezogenen Insel Krakatau. Außer Farnen, *Compositen* und *Gramineen*, deren Samen resp. Sporen durch den Wind von Java und Sumatra her dorthin verweht waren, fand Treub drei Jahre nach der Eruption (1860) nur Keimlinge von *Erythrina*, *Cerbera Odollam*, *Calophyllum Inophyllum* etc. vor, die sammt und sonders zu den Strand- und Driftgewächsen gehören.

Zehn Jahre später ist die Insel von neuem untersucht worden und Penzig[1]) hat darüber berichtet. Die Flora wies fast noch denselben Character, nur mit beträchtlich vermehrter Artenzahl auf. 32,07 % derselben bestanden aus aeolophilen, 60,39 % aus rhoophilen Gewächsen. Nur vier Species (*Ficus* und *Melastoma*) gleich 7,54 % der Gesammtzahl waren offenbar durch Vögel verschleppt worden.

Auf den wenig über den Meeresspiegel emporragenden Atollen des Pacificums sind die ersten auftretenden Bäume Cocospalmen und *Pandanus*. Beider Früchte können notorisch lange Meeresreisen ohne Schaden überdauern. Die außerordentliche Dürftigkeit der Flora solcher Koralleninseln beruht zweifelsohne darauf, daß sie geologisch ganz jung und für ihre Besiedlung in erster Linie auf die Meeresdrift angewiesen sind. Die mächtigsten Ströme der nördlichen Hemisphäre freilich, der Golfstrom und der Kuro Siwo kommen für die directe Verbreitung der Pflanzen gar nicht in Betracht, weil sie die Producte der Tropen in nördliche Regionen führen, in welchen diese nicht zu gedeihen vermögen.

Um so schöner läßt sich dagegen, wie Schimper[2]) gezeigt hat, die Betheiligung der Meeresströmungen an der Pflanzenverbreitung der Passatregionen erweisen. Eine Analyse der an der Ost- und Westküste des tropischen Afrika entwickelten Mangrovesäume lehrt, daß diese an beiden Seiten des Continents durchaus verschieden zusammengesetzt sind. Und zwar kommen alle Arten der Westküste auch in Westindien vor, während die Mangrove der Ostküste sich durchaus aus ostindischen Elementen zusammensetzt. Nichts ist einfacher als das Verständniß dieses auffallenden Verhaltens, wenn man den Verlauf der großen Meeresströmungen ins Auge faßt. Denn der Passatstrom fließt von der Insulinde in ziemlich gerader Richtung über die Seychellen nach Madagascar und der afrikanischen Küste, diese mit dem indischen Mangroveelement versorgend. Dann aber fließt er südwärts und wendet sich am Cap scharf rückwärts in die antarctischen Breiten hinunter. So kann denn nichts, was er mit sich führt, um das Cap herum auf die Westküste Afrikas gelangen. Auf diese Westküste aber treffen die Strömungen, die, von Amerika kommend, ihrerseits von dorther die Mangrovekeime mitbringen. Es besteht demnach Afrikas Mangrove durchaus aus Fremdlingen, die einmal indischen, ein andermal amerikanischen Ursprungs sind.

Auch die Beförderung von Samen und eventuell von ganzen Colonien lebender Pflanzen mit den auf dem Rücken der Gletscher verlagerten Moränenblöcken darf hier nicht unerwähnt bleiben, obwohl deren Bedeutung neuerdings mit Recht geringer veranschlagt wird, als das wohl früher der Fall war. Die Gletscher interessiren uns hier nur als Mittel directen Transportes; die Veränderungen, die ihr wechselndes Vor- und Zurückgehen im Gefolge hat, kommen zunächst nicht in Betracht, auf sie wird später zurückzukommen sein. Daß in unseren Alpen Hochgebirgspflanzen, sowie deren Samen von den Gletschern zu Thal getragen werden, lehrt jede Excursion auf die Mittelmoränen eines solchen. Daraus

9*

hat man denn geschlossen, es werde sich mit den Eiszeitgletschern in gleicher Weise verhalten haben und es hätten diese alpine Pflanzen auf weite Distanzen ins Hügelland hinausgeführt, wo sie sich dann unter Umständen bis heute erhalten haben. Christ,[1]) p. 194, weiß dafür freilich nur wenige Belege beizubringen. *Viola biflora* auf einem Nagelfluhblock bei Bremgarten dürfte das beste derselben, aber doch auch nicht ganz unanfechtbar sein. Die Moose, die er anführt, sowie *Asplenium septentrionale* auf erratischen Blöcken im Jura sind sehr wenig beweisend, weil sie, wie Amann[1]) zeigte, in keinem Fall der hochalpinen Genossenschaft angehören und weil ihre leichten Sporen zu jeder Zeit durch den Wind verbreitet werden konnten. Wenn nun diese Sporen kalkfeindlichen Arten angehörten, so war ihre dauernde Ansiedlung nach Verwehung in die Vorberge oder in den Jura eben nur dann möglich, wenn sie gerade auf einem erratischen Urgesteinsblock zur Ablagerung gekommen waren.

Es ist ferner sehr zweifelhaft, ob zur Zeit der großen Gletscherentwicklung ein derartiger Pflanzentransport in der Ausdehnung wie heute möglich war. Die Erfahrungen, die man an dem großen Landeis Grönlands, welches doch in erster Linie als Vergleichsobject dienen muß, gemacht hat, sprechen eher dagegen als dafür. Denn hier giebt es gar keine Mittelmoränen. Die von den wenigen Nunatakkern, d. h. frei über das Eis hervorragenden Gipfelfelsen, fallenden Blöcke verschwinden bald in den Spalten und werden der Grundmoräne einverleibt. Das hat Nathorst[1]) mit ganz besonderer Schärfe pointirt.

Ein großes und heute kaum in genügender Weise lösbares Räthsel giebt uns die Flora der auf der Grenze der antarctischen Region im Meer zerstreuten und vielfach durch enorme Distanzen geschiedenen Inseln Süd-Georgien, Falkland, Feuerland, Neu-Seeland, Kerguelen, St. Paul und Amsterdam und endlich eventuell noch Tristan d'Acunha auf. Von der eigentlichen Antarctis kann gänzlich abgesehen

werden, weil von dort außer einer neuerdings von O. Nordenskjöld[1]) gefundenen Phanerogame, der winzigen *Aira antarctica,* nur Algen, Flechten und ein paar wenige Moosformen bekannt sind, wofür man auch Wille[1]) vergleichen möge. Es giebt nun eine ganze Anzahl von Sippen, die auf allen diesen Stationen oder doch auf einigen derselben, theils in ganz unveränderter Form, theils in nächstverwandten Parallelarten leben. Für ihre Verbreitung hatte Hooker[1]) II, Introd. Remarks, seither verschwundene Festlandverbindungen in großem Maaßstabe annehmen zu müssen geglaubt. Das ist indeß eine Annahme, für welche die gewaltigen Meerestiefen, die die Valdiviaexpedition zwischen diesen Stationen erlothete, einstweilen wenig Anhalt gewähren, vergl. Chun[1]) p. 264.

Engler,[1]) II, p. 158 dagegen, hat sich ganz entschieden dahin ausgesprochen, daß die Verbreitung dieser Formen der antarctischen Eisdrift zur Last zu legen sei. Man weiß sicher, daß in Süd-Georgien, Neu-Seeland und Kerguelen früher eine viel stärkere Vergletscherung als heute bestand, daß also jedenfalls auch die Eisdrift sich weiter gegen Norden erstreckte. Das würde dann das Vorkommen solcher circumpolar antarctischer Elemente auf Tristan d'Acunha, St. Paul und Amsterdam schon begreiflich machen. Gattungen, die als Beispiele für das hier ausgeführte dienen können, sind *Acaena*, *Azorella*, *Oreobolus*, *Uncinia*, *Rostkovia*, *Astelia*, *Nertera* etc.

Ein Verbreitungsmittel, welches vielfach herangezogen wird, um das Vorkommen gegebener Pflanzenarten an vereinzelten und von einander entfernten Orten zu erklären, ist der Transport der Samen durch Thiere, zumal durch die Vögel, die so vielfach weite Reisen unternehmen. Es ist zunächst unzweifelhaft, daß gelegentlich gefressene Samen mit dem Vogelkoth abgesetzt werden und auch wohl zur Keimung gelangen. Das konnte Kerner[1]) für Drosseln und Rothkehlchen constatiren; auch aus Rabenkoth sah er Kirschkerne aufkeimen. Aber bei allen hühnerartigen, den Enten

und anderen Wasservögeln ist es nichts damit. Hier werden die Samen in dem musculösen und oft mit Kieselsteinen erfüllten Magen zermahlen und zerstört. Hier wird man größeres Gewicht auf das Wiederauswerfen der noch im Kropf befindlichen, der Verdauung noch nicht unterlegenen Samen legen müssen. Darauf führt Vogler[1]) die Verbreitung der Arve auf die unzugänglichsten Gesimse der alpinen Felswände zurück, auf welche eben die schweren Samen des Baumes in gar keiner anderen Weise gelangen können. *Caryocatactes nucifraga* ist nach seinen Angaben der Vogel, der in diesem Fall die Verbreitung besorgt. Auch die Überführung des Muskatnußbaumes von Banda nach Ceram und anderen benachbarten Inseln, die der holländischen Exclusionspolitik seiner Zeit so hinderlich war, wird die Krontaube der Molukken wohl nur auf diesem Wege vermittelt haben. Warburg.[1])

Für noch wichtiger halten Duval Jouve[2]) und Kerner[1]) den Samentransport im Gefieder, an den Schnäbeln und Füßen der Vögel. Es hängen den Füßen der Sumpf- und Wasservögel häufig Erd- und Schlammklümpchen an, aus denen Duval Jouve bei systematischer Untersuchung des auf dem Markt zu Montpellier feilgebotenen Geflügels in kurzer Zeit zwölferlei verschiedene Samen gewann, die Wasser- und Sumpfpflanzen angehörten. Unter Bezugnahme auf solche Thatsachen suchte Kerner gewisse disjuncte Pflanzenvorkommen, wie z. B. das der westlich maritimen *Anagallis tenella* bei Kitzbüchel in Tirol, ebenso das des auf Teichschlamm wachsenden Grases *Coleanthus subtilis* zu erklären. Letzteres hat in der That eine höchst bizarre Verbreitung; es findet sich in Norwegen, am Oregon, in einigen Teichen Böhmens und der Bretagne.

Das wichtigste Beispiel aber für diese Art des Vogeltransports, an dessen Realität zudem kaum gezweifelt werden kann, verdankt man wiederum Duval Jouve.[3]) Es handelt sich dabei um die merkwürdigen Floren, die die mares de Roquehaute bei Béziers, die mares de Rigaud bei Agde und die von St. Raphaël beherbergen, für deren Topographie man

Théveneau[1][2]) vergleichen möge. Sie stellen die einzigen Fundorte einer Menge südmediterraner algerischer Sumpfpflanzen auf dem Boden des Mutterlandes dar und bieten z. B. *Pilularia minuta*, *Riella Battandierii*, *Marsilia pubescens*, *Isoëtes setacea*, *adspersa*, *Ranunculus lateriflorus*, *Elatine macropoda*, *Damasonium polyspermum*. Daß aber diese ganze Genossenschaft durchaus recenter Introduction ist, das geht aus der Thatsache hervor, daß besagte Tümpel den Boden moderner Steinbrüche einnehmen, aus denen man Lavablöcke gewonnen hat. Wer anders als die Wasservögel soll wohl unter solchen Umständen die Überführung von Afrika her bewerkstelligt haben. So dürften denn diese mares de Roquehaute uns immerhin lehren, den Samentransport durch die Vögel nicht so, wie es vielfach geschehen, zu unterschätzen. Auch für die oben p. 132 besprochene Verbreitung der antarctischen Ubiquisten kann er am Ende doch noch in Frage kommen.

Es giebt bekanntlich zahllose Früchte, die durch Klebrigkeit (*Siegesbeckia*), durch scharfe Borsten (*Bidens*) oder durch Widerhaken (*Agrimonia*, *Galium tricorne*, *Lappa*) am Gefieder der Vögel, dem Pelz der Säuger, den Kleidern des Menschen festhaften und so verschleppt werden. Das wird uns alle Tage durch die sog. Florulae adventitiae vor Augen geführt, die an den Ablagerungsorten ausländischer Rohproducte zur Entwickelung kommen. Das berühmteste Beispiel liefert der port Iuvénal bei Montpellier mit seiner verschiedentlich studirten Vegetation, cf. Godron,[1]) Grenier,[1]) die vielfach Arten enthielt, deren afrikanische Heimath erst sehr viel später festgestellt werden konnte. Der menschliche Verkehr führt eben die Pflanzen, die dazu sich eignen, theils unwillkürlich, theils absichtlich nach allen Gegenden der Erde. Bekannt ist ja, wie sehr die Flora der Culturländer durch Einführungen seitens des Menschen verändert worden ist. Gar viele unserer gemeinsten Unkräuter, *Galinsoga parviflora*, *Erigeron canadensis*, *Mimulus luteus*, *Rudbeckia*, *Aster*arten, sind nachweislich amerikanischen Ursprungs; *Agave americana* und *Opuntia vulgaris*

der Mittelmeerländer reihen sich ihnen an. In Amerika dagegen giebt es viele europäische Unkräuter, wie *Echium vulgare*, *Plantago major*, *Salsola Kali* der sog. „Russian Cactus“ der nordamerikanischen Landwirthe, wie *Silybum Marianum* in Argentinien. Bei der allgemeinen Verbreitung mancher solcher Pflanzen würde man gewiß nicht an die recente Einbürgerung glauben, wäre diese nicht aufs bestimmteste historisch belegt, so z. B. bei *Oenothera biennis*, die im Anfang des 17. Jahrhunderts ihren Einzug in unsere Gärten hielt und sich von dort verbreitet hat. Ein ähnliches Beispiel sicher beglaubigter derartiger Naturalisirung in einem andern Land bietet *Fragaria vesca* auf dem hohen Plateau der Insel Bourbon (plaine des Cafres), allwo bereits 1801 Bory de St. Vincent[1]) bis an die Knöchel in einer förmlichen Erdbeermarmelade watete. Viele weitere mehr oder weniger sicher beglaubigte finden sich bei A. de Candolle[1]) zusammengestellt. Hierher gehört auch die interessante Thatsache, daß unsere gemeinsten Ackerunkräuter, wie *Centaurea Cyanus*, *Agrostemma Githago*, *Delphinium Consolida*, sich selbst überlassen, von anderen Pflanzen überall verdrängt werden und deßhalb nur auf den mit Getreide bestellten Äckern gedeihen, wie Hellwig[1]) ausführlich dargelegt hat. Es sind das ausnahmslos Pflanzen, die aus dem Südosten, dem Mittelmeergebiet stammen und in grauer Vorzeit mit Getreidesamen bei uns introducirt wurden. Manche derselben gedeihen noch heute in wildem Zustand auf trockenen Triften Kleinasiens und der Balkanhalbinsel.

Zum Schluß mögen hier noch ein paar Naturalisationen angeführt werden, deren Beziehung zum menschlichen Verkehr wohl nicht bezweifelt werden kann, wenngleich man dem Modus ihres Eindringens in die neuen Wohnsitze absolut nicht näher zu treten vermag. Die amerikanische *Pyrola maculata*, die nächste Verwandte der einheimischen *P. umbellata*, ist seit 1902 urplötzlich in Wäldern bei Paris erschienen. Mouillefarine[1]). Und noch viel auffallender ist das ganz unmerklich erfolgte Eindringen der

amerikanischen *Ilysanthes gratioloides* in das französische Westgebiet, wofür man J. Lloyd[1]) und Urban[1]) vergleichen möge. Die Pflanze gleicht der einheimischen *Vandellia pyxidaria* (*Lindernia*) wie ein Ei dem andern und hat sich, diese verdrängend, von der unteren Loire aus, seit 1855 etwa, derart an deren Stelle gesetzt, daß sie jetzt fast allein vorhanden ist. Und bei der großen Ähnlichkeit beider Pflanzen ist diese Einwanderung selbst einem Florenkenner wie Lloyd so völlig entgangen, daß er Jahre lang die *Ilysanthes* eingesammelt und mit dem Namen *Lindernia* an seine Correspondenten versandt hat.

Daß dem menschlichen Verkehr so viele Introductionen in alle Weltgegenden vorbehalten geblieben sind, das kommt von den Hindernissen, die überall in weitgehendem Maaße der selbstständigen Verbreitung der Gewächse entgegenstanden. Als solche sind größere Meeresflächen, Wüstenstriche von einiger Ausdehnung, sowie hohe Gebirgsketten hervorzuheben. Wenn in Argentinien europäische Pflanzen heute den Boden streckenweise derart besetzen, daß sie die einheimischen Gewächse verdrängen konnten, wie solches z. B. für *Silybum Marianum* berichtet wird, so zeigt das, daß die betreffende Pflanze den dortigen Standorten in ausgezeichneter Weise entsprach, besser als eben die einheimischen, daß sie aber ohne Beihülfe des Schiffsverkehrs nicht im Stande war, das Weltmeer zu überschreiten. Das ist ein Moment, welches für das Verständniß der eigenthümlichen Charactere der Inselfloren die größte Bedeutung hat. Und deßhalb müßte eigentlich deren Besprechung an dieser Stelle Platz finden. Nur aus practischen Gründen bin ich genöthigt, davon abzusehen und dem Verhalten der Inselfloren am Schluß dieses Buches ein eigenes Capitel zu widmen.

Hohe Gebirge verhindern zwar den Artenaustausch der beiderseits vorhandenen Floren nicht absolut, erschweren denselben aber doch zweifelsohne sehr wesentlich. Innerhalb eines und desselben Gebirges können die Samen dieser oder

jener Pflanze gewiß durch den Wind emporgehoben und über scheidende Bergzüge hinüber aus einem Thal ins andere übertragen werden, wo dann bei ähnlichen Standortsverhältnissen, falls nicht etwa schon andere übermächtige und ausschließende Elemente vorhanden, ihre Ansiedelung ermöglicht wird. Es stehen aber, wie wir sehen, schon innerhalb des Gebirges jeder derartigen Ansiedlung gar manche Wenn und Aber gegenüber, so daß man sich nicht wundern darf, wenn die Fälle, in denen solches Verhalten nachgewiesen oder wahrscheinlich gemacht werden kann, nicht gerade zahlreich ausfallen. Solcher Windverbreitung innerhalb der Alpen z. B. schreibt Vogler,[1]) der diesen Gesichtspunkt eingehend discutirt hat, immerhin für die Besiedelung eben frei gewordener Stellen einen nicht ganz unbedeutenden Einfluß zu. Ein paar besonders drastische Fälle, auf die er exemplificirt, mögen hier erwähnt werden. *Serratula Rhaponticum* ist eine den südlichen Alpenthälern eigene, aber auch in Graubündten verbreitete Pflanze. Im Canton St. Gallen kommt sie nur im Seezgebiet gerade gegenüber der Saxerlücke vor, durch welche der Föhn aus Graubündten hereinbricht. *Delphinium elatum* und *Saponaria ocymoides* waren vor 50 Jahren in dem damals von Heer genau durchforschten Glarnerland sicher nicht vorhanden. Jetzt findet sich ersteres am Panixer-, letztere am Segnespaß, offenbar in der Zwischenzeit von dem Föhn, dem diese Pässe als Einbruchspforten dienen, hereingebracht. Und bei dem Vorkommen des mediterranen *Hypericum Coris* im Urner- und Glarnerthal hat schon Christ[2]) etwaige Föhnverschleppung in Betracht gezogen. Es giebt eine Anzahl Pflanzen, die in den Südalpenthälern Piemonts, häufig auch in einzelnen Seitenthälern der Rhone, zum Theil im Rhonethal selbst sich finden. Dahin gehören: *Hugueninia tanacetifolia*, *Scutellaria alpina*, *Matthiola valesiaca*, *Clypeola Jonthlaspi*. Da vermuthet denn Chodat, daß diese aus Piemont über die hohen Pässe der Monte Rosakette herübergekommen

seien und in den warmen Walliser Thalböden geeignete Ansiedelungspunkte gefunden hätten.

Wenn, wie schon früher p. 127 gesagt, starke Winde Salzkrystalle aus dem Mittelmeergebiet bis in die Centralalpen führen können, so wird eine derartige Verwehung auf große Distanzen und über ganze hohe Gebirgssysteme hinweg gewiß für die viel leichteren Samen in vielen Fällen angenommen werden dürfen. Aber man muß trotzdem die Bedeutung solchen Ferntransportes für die Pflanzenverbreitung als äußerst geringfügig ansehen. Denn hohe und ausgedehnte Gebirge erweisen sich bekanntlich überall als Grenzscheiden klimatisch sehr verschieden beschaffener Gebiete. Und da wird es denn, der gut angepaßten, der Jenseite des Gebirges eigenthümlichen Vegetation gegenüber, den Keimen der hinüberverwehten Eindringlinge nicht oder doch nur in den allerseltensten Ausnahmefällen gelingen, aufzukommen und sich auf die Dauer zu halten.

Daß endlich in gleicher Weise wie hohe Gebirge auch ausgedehnte Wüstengebiete dergleichen unüberschreitbare Grenzscheiden abgeben können, liegt auf der Hand. Das demonstrirt uns die scharfe und reinliche Separation der mediterranen und der tropischen Vegetation durch die dazwischenliegende Sahara. Diese beiden Floren würden, wäre sie nicht vorhanden, gewiß durch allmähliche Übergänge verknüpft sein. Sehr instructiv ist in dieser Hinsicht ferner die Florenvertheilung in Neu-Holland, in der vor allem die außerordentlich große floristische Differenz der Südwestecke, der Swan River-Colonie, von dem Haupttheil des Continents auffallen muß. Die ungeheure Zahl von Endemismen Westaustraliens tritt in Englers[1]) Darstellung ins rechte Licht. Mit dem Osten und dem tropischen Norden ist das Swan River-Gebiet durch weite Steppen und Wüstenflächen mit ziemlich eintöniger Flora verbunden. Nun lehrt uns die Geologie, daß diese mittelaustralischen Wüstengebiete erst in der jüngsten Vergangenheit aus dem Meer aufgetaucht

sind; daß demgemäß also Westaustralien vorher eine isolirte Insel war, auf der sich eine eigene, von der der übrigen Bestandtheile des heutigen Festlands verschiedene, wenngleich verwandte Flora entwickelt hatte. Als dann das verbindende Mittelglied zur Hebung kam, wurde es rasch von den eurytopischsten Formen, die großentheils wohl von Osten kamen, besiedelt. Diese blieben den stenotopischen Arten der kleineren Westinsel gegenüber Sieger und in Folge dessen konnte eine Ausgleichung der floristischen Differenz nicht oder doch nicht so rasch erfolgen, daß sie heute schon vorläge. Inwieweit sich in Zukunft diese Differenz vermindern, eine einheitliche Flora auf dem Continent hervorbilden wird, läßt sich a priori nicht beurtheilen.

Wir haben uns im Bisherigen, wie schon gesagt, geflissentlich auf den Boden der Annahme monotoper Entstehung jeder einzelnen Sippe gestellt und das Vorkommen einer solchen an weit von einander entfernten Fundorten wesentlich durch Wanderungen zu verstehen gesucht. Nun giebt es aber zahlreiche Fälle zerstreuten Vorkommens einer und derselben Art oder einer nächstverwandten Artengruppe, bei welchen die Verhältnisse derart liegen, daß sich den supponirten Wanderungen einschneidende Hindernisse in den Weg stellen, daß wir demgemäß mit deren Annahme auf große Schwierigkeiten stoßen. Da hat man denn wohl zur Annahme polytoper Entstehung solcher Arten gegriffen. Diese Versuche sind schon alt [vergl. Schouw[2])] und auch später wiederholt aufgenommen worden, ohne doch durchdringen zu können. Aber neuerdings haben Autoren wie Engler,[1]) I, p. 100, II, p. 318, und Briquet,[1]) ersterer freilich nur mit Widerstreben und in Ermangelung anderer Erklärungsmittel, letzterer mit aller Entschiedenheit, sich dieser Annahme wieder zugewandt und es haben sowohl Nägelis Anschauungen als de Vries[1]) Resultate dazu beigetragen, ihr die Wege einigermaßen zu ebnen.

Denn aus de Vries Untersuchungen über *Oenothera* geht das Folgende unmittelbar hervor. Polytope Entstehung hat innerhalb gewisser Grenzen bei gegebenen Arten unter Umständen und vielleicht sogar sehr häufig statt. Die neue Sippe derivirt bei *Oenothera* nicht von einem Individuum der Mutterart, sondern ist räumlich neben- und zeitlich nacheinander wiederholt von verschiedenen Müttern entsprungen. Ja es haben sogar unter sich differente Mütter in gleicher Weise die Ausgangspunkte einer und derselben Sippe bilden können. *O. rubrinervis* z. B. ging in de Vries' Culturen 66 Mal aus *O. Lamarckiana* hervor, sie ist außerdem aus deren Derivatformen, wie *O. laevifolia*, *lata*, *oblonga* und den zwischen ihnen gefallenen Bastarden mehrfach selbstständig entstanden. Das ist nun ganz unzweifelhaft polytope Entstehung, die innerhalb des Verbreitungsgebietes der Mutterart, wir wissen nicht in welcher Ausdehnung, Platz gegriffen hat.

Schon bei A. de Candolle,[1] II, p. 1047 seq., finden sich eine Reihe von Arten zusammengestellt, die sowohl in den arctischen und gemäßigten Zonen der nördlichen Halbkugel als auch im subantarctischen Feuerland sich finden; bei Engler,[1] II, p. 256, sind deren einige gleichfalls besprochen und neuerdings hat Dusén[2]) deren Zahl beträchtlich vermehrt. *Trisetum subspicatum, Aira flexuosa, Primula farinosa, Phleum alpinum* gehören neben anderen in diese Reihe.

Trisetum subspicatum aus der Arctis und den Gebirgen Nordeuropas ist nach Hooker,[1] I, p. 97 von der Feuerländer Pflanze nicht zu unterscheiden, was ich selbst nur bestätigen kann. Nun giebt es aber, wie gleichfalls Hooker zuerst betonte, längs der Andeskette eine Anzahl von *Trisetum*formen, die ihr nördliches Wohngebiet mit dem antarctischen verknüpfen, und die, mitunter allerdings von etwas abweichendem Habitus, doch keinerlei scharfe Charactere bieten, die eine specifische Trennung begründen könnten; die also höchstens Derivatsippen sehr untergeordneten Ranges darstellen. Von der Richtigkeit dessen habe ich mich durch die Untersuchung

reicher Materialien des Berliner Herbariums für die Pflanzen von Valparaiso, aus Columbien (*Tr. andinum Bth.*), von Toluca und vom Pic von Orizaba in Mexico (*Tr. Tolucense Kth.*) selbst überzeugt. Und von Mexico bis zu den Bergen von Colorado und Nevada, die bereits dem nördlichen Wohngebiet der Art angehören, ist der Sprung nicht mehr groß. Nach alledem liegt es nun bei der großen circumpolaren Verbreitung derselben äußerst nah, hier ihre ursprüngliche Heimath zu erkennen, von welcher aus sie, trotz des Hindernisses der zu durchmessenden Tropenzone, durch Wanderung längs der Gebirgskette der Andes sich bis zur amerikanischen Südspitze verbreitet hat, unterwegs eine Anzahl Relicte hinterlassend, die den eingeschlagenen Weg bezeichnen.

Aira flexuosa nun und *Primula farinosa* verhalten sich insofern different, als ihr nördliches und ihr antarctisches Wohngebiet vollkommen geschieden sind; als Zwischenstationen zwischen beiden vollkommen fehlen. Aber beide haben wiederum ihre Hauptverbreitung auf der nördlichen Hemisphäre, und nach Analogie mit *Trisetum subspicatum* wird man nicht fehlgehen, wenn man annimmt, sie seien in gleicher Weise gewandert und nur im tropischen Zwischengebiet gänzlich verschwunden. Das ist gewiß plausibler, als etwa mit den extremen Polytopikern anzunehmen, diese Arten seien auf allen ihren heutigen Wohnsitzen jeweils selbstständig aus einer gemeinsamen hypothetischen Mutterart hervorgegangen, die sowohl am Nord- als am Südpol identische Derivate erzeugte. Und das noch um so mehr, als die Annahme einer Polytopie hier nach Lage der Dinge nichts weiter leistet, als die ganze Frage telle quelle nach rückwärts in die uns unbekannte Vergangenheit zu verlegen. Denn es entsteht dann sofort das neue Problem, wie denn jene supponirte Mutterart, die doch auch irgendwo entstanden sein mußte, sich über ein so weites Gebiet hat verbreiten können.

Es giebt nicht wenige Beispiele ähnlichen Characters, darunter manche, bei denen der Sachverhalt derart liegt, daß

ein befriedigendes Verständniß desselben mit Hülfe weder der einen noch der andern Annahme zu erzielen ist. Da reicht eben unsere Kenntniß der Dinge zu der erstrebten Klarstellung nicht aus und wir wissen nicht, ob wir je in die Lage gelangen werden, genügende Anhaltspunkte für eine solche zu gewinnen. Wenn wir *Carex pyrenaica* nur aus den Pyrenäen, aus Siebenbürgen und aus Neu-Seeland kennen, nach Christ[3]) auch aus Sitka und den Aleuten; wenn *Carex stellulata* und *C. teretiuscula*, auf der nördlichen Hemisphäre verbreitet, sich nur in Neu-Seeland wiederfinden, so sind das derartige Fälle. Und ihnen reiht sich *Arabis albida* und der Formenkreis der *Luzula spicata* an, deren Verbreitung Engler[4]) neuerdings besprochen hat. Diese *Luzula spicata* ist auf der nördlichen Halbkugel arctisch circumpolar, bewohnt außerdem die hohen Gebirge und geht wie *Trisetum subspicatum* längs der Anden bis Chili herab, kommt aber andererseits auch in Afrika in den Gebirgen Abyssiniens und am Kilima Ndscharo vor. Es scheint, daß Engler für letztere Fundpunkte auf Verbreitung durch Wind oder Vögel zu recurriren geneigt ist.

Etwas günstiger für die Anschauungen der Polytopiker liegen die Dinge da, wo minder große Distanzen in Betracht kommen, wo aber die isolirten Stationen einer Sippe deßwegen räthselhaft ausfallen, weil große und nicht wegzudisputirende Hemmnisse ihrer Verbreitung von der einen zur andern im Weg stehen. Hier gerade haben die Vertreter dieser Richtung vor Allem eingesetzt. So hatte Engler,[1]) I, p. 100, die Standorte der *Gregoria Vitaliana* besprochen, die in der nivalen Region der Sierra Nevada Spaniens, der Pyrenäen, auf dem Mt. Ventoux und in den Abruzzen in identischer Form wächst, ohne im Zwischengebiet irgend welche nähere Verwandte zu haben, von der sie abgeleitet werden könnte. Dergleichen treten erst in Persien auf. Er hatte für sie zum wenigsten die Möglichkeit einer polytopen Entstehung discutirt. Auch die Beziehungen der Hochgebirgsflora von Corsica zu der der Alpen und Pyrenäen, die des

Räthselhaften eine Fülle bergen, hatte er unter Erwägung dieser Möglichkeit behandelt. Hier hat nun Briquet[1]) angeknüpft und die Polytopie der Corsica und den continentalen Gebirgen eigenen Hochgebirgspflanzen mit aller Bestimmtheit zu beweisen gesucht. Seine Abhandlung ist jedenfalls sehr interessant, sie ist lichtvoll geschrieben und stellt die für ihres Autors Meinung sprechenden Gründe in geschickter und vortheilhafter Weise zusammen. Auf die Beweisführung im Einzelnen einzugehen ist an dieser Stelle nicht möglich; es würde das einen etwas verkürzten Wiederabdruck der Arbeit, auf die verwiesen sein mag, bedeuten.

Aber Briquet glaubt seine Theorie definitiv bewiesen zu haben und meint p. 68: „il s'agit donc là non pas d'une théorie plus ou moins hypothétique, mais d'un fait général.“ Dem haben nun Engler[2]) und Jerosch[1]) nicht zustimmen wollen und auch ich bin nicht in der Lage, dem Verfasser so weit zu folgen, wennschon ich ja die Möglichkeit der von ihm postulirten Vorgänge nicht geradezu in Abrede stellen kann.

Wir sind zur Zeit auf pflanzengeographischem Gebiet sehr weit davon entfernt, überall Erklärungen geben zu können. Das ist auch nicht nöthig und ich möchte mit Jerosch vorziehen, eine Entscheidung über diese Fragen der Zukunft zu überlassen. Und diesen Standpunkt glaube ich um so mehr festhalten zu sollen, als die Acceptirung eines so drastischen Erklärungsmittels, wie sich schon bei Briquet zeigt, nur allzu geeignet ist, den Ast abzuschneiden, auf dem die historische Pflanzengeographie sitzt und doch notorisch in vielen Fällen einen recht festen und erprobten Stützpunkt gefunden hat.

VI. Die Gleichgewichtsstörungen der Pflanzenverbreitung als Folge eintretender Veränderungen.

Es ist klar, daß, unter Obwalten der bisher betrachteten Möglichkeiten der Besiedelung des Standortes, in der Speciesgruppirung auf demselben schließlich ein stationärer Gleich-

gewichtszustand eintreten müßte, im Fall die Species unveränderlich, der ihr gebotene Standort zu allen Zeiten der gleiche geblieben wäre. Sobald aber einer beider Factoren eine veränderliche Größe ist, müssen mit Nothwendigkeit in Folge jeder Umänderung neue Störungen resultiren, es kann nie auf die Dauer zu besagtem stationären Zustand, dem Besiedelungsoptimum kommen. Denn wenn die Arten mutiren und neuen Sippen den Ursprung geben, so werden diese der Mutterart gegenüber eine abweichende Anpassung an den Standort aufweisen, es wird sofort der Kampf ums Dasein mit ihr und mit anderen den Standort besiedelnden Gewächsen Platz greifen. Während die Stammart vielleicht ihr Besiedelungsoptimum, ihre maximale Ausbreitung erreicht hatte, wird die neue Sippe in der Lage sein, sich in den Artenbestand einzudrängen, sie wird eventuell neue Wanderungen zu beginnen befähigt sein.

Nimmt man aber andererseits den Standort im Lauf der Zeit veränderlich an, so wird analoge Gleichgewichtsstörung, und vielleicht sogar in verschärftem Maaße, die Folge sein müssen. Jede Veränderung des Standorts, und sei sie auch noch so geringfügig, muß die Configuration des Artenbestandes in exquisiter Weise beeinflussen, und das um so mehr, als die verschiedenen Species verschiedenen Graden von Eury- und Stenotopie entsprechen und demgemäß durch die Änderung in ganz differentem Maaße betroffen werden. Denn eine sehr stenotope Sippe wird ja durch eine Standortsänderung, die andere eurytope verhältnißmäßig wenig anficht, sofort in ihrer Existenz bedroht.

In Wirklichkeit aber liegt die Sache noch complicirter als in den beiden supponirten Fällen. Denn es tritt nicht einer oder der andere derselben allein ein, beide gehen vielmehr parallel nebeneinander her. Die Arten sind in Fluß und Wechsel begriffen; der Standort ändert sich zwar langsam, aber andauernd. In welchem Maaße, das lehrt uns die historische Geologie. Deßwegen wird die heutige Verbreitung

der Arten nicht allein, wie man wohl früher annahm, durch die Charactere der jeweiligen Standorte bedingt, sondern es kommt noch das historische Moment der successiven Veränderung beider Elemente in der Zeit hinzu. Schon A. de Candolle[1]) hat darauf gelegentlich hingewiesen; dieß voll begriffen zu haben, ist der größte Fortschritt, der in den letzten Decennien auf dem Gebiet der Pflanzengeographie errungen worden ist. Wir sehen jetzt ganz deutlich, daß es möglich sein würde, die Gründe der heutigen Pflanzenverbreitung vollkommen zu verstehen, wenn wir das Wesen der Species, das Zusammenwirken aller Standortsfactoren, die Abstammungsfolge aller Arten, sowie sämmtliche Veränderungen kennen würden, die die Erdoberfläche im Laufe der Zeiten erlitten hat. Freilich sehen wir ebenso deutlich, daß wir dieses Ziel nie erreichen können, daß wir uns also werden bescheiden müssen, eine möglichst klare, durch zahlreiche sicher gestellte Einzelbelege gestützte Einsicht von den allgemeinen Gesichtspunkten zu erlangen, die für die Pflanzenverbreitung maßgebend waren und sind.

Von den Veränderungen, die unsere heutigen Arten in vergangenen Zeiten durchlaufen haben, von den Vorfahren, denen sie entstammen, sollte uns die Palaeophytologie Rechenschaft geben. Aber leider kann sie das aus vielerlei Gründen nur in ganz vereinzelten Fällen und zudem gewöhnlich nur in fragmentarischer Weise. Sie lehrt uns wohl, daß die *Marattioiden* und *Gleichenioiden* höheren Alters sind als die *Potypodiaceen*, sie zeigt, daß in alter Zeit Pflanzengruppen *(Cycadofilices)* gelebt haben, die die Charactere der *Coniferen* und *Cycadeen* in mannigfacher Weise mit denen der *Pteridinen* verbinden; daß ferner die *Gymnospermen* unendlich viel älter sind als die *Angiospermen*, deren erstes Auftreten in der untersten Kreide, vielleicht schon im Jura stattgehabt haben mag. Aber nur sehr selten gewährt sie uns die Möglichkeit, die directen Abstammungslinien weit rückwärts in der Schichtenfolge klar zu legen. Und wenn das der Fall, so handelt es

sich dabei nur um ganz vereinzelte Typen, wie *Araucaria, Cycas, Ginkgo.* Von der ungeheuren Mehrzahl der Gewächse giebt sie uns nichts oder besten Falls ein kurzes Stück ihrer Geschichte, welches kaum weiter als bis zum Miocän oder Oligocän herabreicht und uns die heute lebenden Species als solche oder nahezu als solche darbietet. Man vergl. *Castanea vesca* und *C. atavia* Ettingshausen,[1]) *Acer*, *Populus*, *Vitis*, *Carpinus, Fagus*, vergl. Saporta,[1]) Unger.[3]) Und dazu kommt noch eines. Wie man sieht, handelt es sich in den letztgenannten Fällen durchweg um die Reste von Holzgewächsen. Solche von Kräutern und Stauden fehlen fast absolut. Und das macht sich bei den Schlüssen, die das Verhalten der tertiären Vegetation voraussetzen, wenn anders sie einigermaßen concludent sein sollen, gar oft in der allerstörendsten Weise geltend.

Etwas besser vielleicht steht es mit dem anderen Moment, mit der Veränderung des Standorts. Hier lehrt uns die historische Geologie, wie dieselben Kräfte, die wir heute an der Veränderung der Erdoberfläche, an der Erniedrigung der Gebirge, an der Bildung der Flußläufe und der Ausgleichung ihres Gefälles, an der Ausfüllung der Wasserbecken thätig sehen, seit undenklichen Zeiträumen in ähnlicher Weise gewirkt haben. Dieselben Agentien, die wir noch heute an der Arbeit sehen, sind es also gewesen, denen der Wechsel der Oberflächengestaltung zu verdanken ist, die Meeresbecken zu Land gemacht, Land in die Meerestiefe versenkt, Gebirge emporgethürmt, andere niedergebrochen und abgeschliffen, Inseln gebildet oder solche mit dem Festland vereinigt haben, die endlich Hand in Hand damit nothwendig die für den Standort so wichtigen klimatischen Verhältnisse in Fluß gebracht und wieder und wieder umgeformt haben. Allein von einer klaren Übersicht über die Verhältnisse in den successiven Perioden sind wir auch hier weit entfernt.

Gehen wir nun zur Betrachtung der verändernden Momente in ihrem Einfluß auf die uns interessirende Pflanzen-

verbreitung über. Da mag denn in erster Linie in Kürze darauf hingewiesen werden, wie der Lebensgang gegebener Gewächse an sich schon den Standort derart verändern kann, daß dieser die bisherige Vegetation nicht mehr zu tragen vermag und nur einer anderweitigen, die dann sofort ihren Einzug hält, die geeigneten Existenzbedingungen gewährt. So machen die Gährung erzeugenden *Saccharomyceten* ihren eigenen Nährboden durch Alkoholanhäufung derart unbrauchbar, daß sie nicht weiter zu wachsen vermögen und nun durch Essigbacterien, die den Alkohol verbrennen, abgelöst werden. Und in allen Laboratorien kann man sich von dem Florenwechsel überzeugen, der in rascher Folge Platz greift, wenn man frisch gefallenen Pferdemist sich selbst überläßt. *Mucor Mucedo*, *Pilobolus*, *Coprinus*, *Ascobolus*, *Sordaria* und *Hypocopra* sind dessen bezeichnende einander ablösende Constituenten. Ein ganz analoger Vorgang im Großen, schwerer feststellbar, weil zu seinem Verlauf längere Zeiträume benöthigt werden, wird als säcularer Waldwechsel bezeichnet. Es hat sich nämlich gezeigt, daß in unseren Waldungen die Tendenz einer Umwandlung derart besteht, daß unter einer Generation gegebenen Characters nur eine solche anderer Zusammensetzung und differenter Lichtbedürftigkeit aufzukommen vermag, wenn der Mensch nicht durch Cultur die Verhältnisse in weitgehendem Maaße ändert. So wird nach Klinge[1]) im Ostbalticum die Birke durch die Eiche und diese selbst wieder durch die Fichte verdrängt, welch letztere nach Korschinsky[2]) auch an den Rändern der Russischen Steppe die Eiche ablöst. In Dänemark tritt die Buche an Stelle der Birke, eventuell auch der Eiche, Vaupell[1])[2])[3]), und ebenso sollen nach von Berg[1]) die Fichtenwälder des Harzes sich an Stelle der Buche gesetzt haben. Ob das aber in gleicher Weise in ursprünglichen vom Menschen nie berührten Urwäldern statt hatte, dafür haben wir, weil solche bei uns fehlen, kaum Belege. Die wenigen Urwaldreste im Böhmer Wald, die Göppert[1]) beschrieben hat, und in denen Buche, Tanne und

Fichte nebeneinander gedeihen, scheinen, wie auch Engler[5]) p. 189 hervorhebt, nicht dafür zu sprechen. Bei Engler findet man auch weitere, den Gegenstand betreffende Literatur zusammengestellt. Im Großen scheint dieses Moment indessen keine erhebliche pflanzengeographische Bedeutung zu haben, es dürfte nur mehr local zur Geltung kommen.

Wenden wir uns dem wichtigsten von allen hier in Frage kommenden Momenten zu. Das ist die allmähliche klimatische Veränderung, die, von den Polen beginnend, im Laufe der Zeit zur Differenzirung sich dießbezüglich verschieden verhaltender Gürtel geführt hat. Wir werden uns dabei vornehmlich auf die nördliche Hemisphäre beschränken dürfen, da wir über die Verhältnisse auf der anderen noch zu wenig genau unterrichtet sind. In der paläozoischen Erdepoche waren dauernde Klimadifferenzirungen gewiß noch nicht entwickelt. Denn, obschon es damals in Indien eine Glacialperiode mit großer Gletscherentwicklung gegeben zu haben scheint, so dürfen wir doch aus den gleich zu behandelnden Umständen folgern, daß diese ein ephemeres Phänomen gewesen sein muß, daß sie jedenfalls keine für die Pflanzengeographie bedeutsame Spuren hinterlassen haben kann. Wir sehen, daß die carbonischen Ablagerungen auf der südlichen wie auf der nördlichen Hemisphäre und auf letzterer von den Tropen bis zur Arctis in ihren Fossilresten überall im Wesentlichen die gleichen Pflanzengenossenschaften umschließen, die denn doch wohl auch ähnlichen klimatischen Bedingungen angepaßt gewesen sein müssen. Das gilt sowohl für die normale Carbonflora, als auch für die merkwürdige *Glossopteris* facies derselben, die, früher nur aus Indien, Südafrika, Südamerika, Australien bekannt, neuerdings von Amalitzky auch in der Umgebung des weißen Meeres in der arctischen Region nachgewiesen wurde. Dafür mag auf Zeiller[1]) verwiesen werden. Auch für Trias und Jura giebt der Thatbestand an Pflanzenfossilien noch gar keine Anhaltspunkte für die Annahme einer begonnenen polaren Abkühlung

an die Hand. Der Beginn derselben dürfte also in die Kreideperiode fallen, er mußte zur Ausscheidung eines Polarkreises führen, in dem natürlich zunächst nicht die extremen klimatischen Verhältnisse obwalteten, die wir jetzt dort vorfinden. Das Klima mag damals etwa dem unserer gemäßigten Zone entsprochen haben. Und wenn wir sehen, daß eben die Bäume, die jetzt unsere Waldungen zusammensetzen, im Tertiär die arctische Zone bewohnt haben, in der in noch früherer Zeit Palmen gediehen; daß sie heute dort verschwunden und in niedrigere Breiten herabgerückt sind, so können wir an einer fortdauernden Abkühlung im circumpolaren Gebiet nicht wohl mehr zweifeln. Daß es sich aber am Südpol analog verhalte, wird durch die Fossilfunde der Antarctic unzweifelhaft, die unter anderem ein reiches Lager dicotyler Baumblätter ergaben, welches für tertiär angesprochen wurde, vergl. O. Nordenskjöld.[1]) Unter solchen Umständen muß uns die am Ende des Pliocän beginnende Eiszeit, der heute wieder etwas günstigere klimatische Verhältnisse nachgefolgt sind, als eine Schwankung des großen Abkühlungsprocesses erscheinen, der eben nicht continuirlich fortschreiten, sondern in periodisch wechselnder Form verlaufen dürfte.

Mit der Thatsache der klimatischen Änderung, wie sie hier in den gröbsten Zügen dargestellt worden ist, wird man sich auf alle Fälle abfinden müssen, wennschon, soviel man sieht, eine sichere causale Begründung derselben noch nicht möglich ist. Solche kann übrigens niemals Sache der Pflanzengeographie sein, die vielmehr einfach da anknüpfen darf, wo ihr der nöthige Thatbestand, so wie es hier der Fall, in genügend gesicherter Form zu Gebote steht. Man vergl. Neumayr[1]) Bd. II, p. 27, 173 u. 507—514, sowie Heers zahlreiche paläophytologische Schriften.

Da man nun alle diese klimatischen Änderungen ganz vornehmlich aus dem Wechsel des den betreffenden Regionen eigenen Vegetationskleides erschließt, so wird dieses zunächst ins Auge zu fassen sein. Wenn unsere heutigen Waldbäume

in den arctischen Regionen ihre Spuren hinterlassen haben, so können sie dort nicht von anderswoher eingewandert sein, sie müssen sich vielmehr aus gegebenen Elementen der vorher dort einheimisch gewesenen tropischen oder subtropischen Vegetation hervorgebildet haben. Neue Sippen werden damals entstanden sein, die den veränderten Standortsverhältnissen in höherem Grad als die Mutterarten angepaßt waren. Und dann mußten letztere in Folge von Verdrängung aussterben, sofern sich ihnen nicht etwa Wege darboten, auf denen sie wandern, in polfernere Regionen mit günstigeren klimatischen Bedingungen gelangen konnten. Ersteres wird das Schicksal der stenotopischen Florenelemente gewesen sein; auf die Wanderschaft werden sich die eurytopischen begeben haben. So mußte es schließlich zur Ausgestaltung der neuen circumpolaren Florengenossenschaft kommen. Und innerhalb derselben mußte ein Ringen der constituirenden Elemente um Besiedelung aller geeigneten Localitäten, ein Ausbreitungs- und Wanderungsbestreben in den Grenzen des Gebiets statt haben. Dazu kam denn noch an dieser Grenze die centrifugale Auswanderung, mittelst welcher, wie oben gesagt, die Muttersippen, soweit möglich, ihre Existenz zu retten suchten.

Indessen konnte der Natur der Sache nach ein neuer Gleichgewichtszustand niemals erreicht werden. Denn die Abkühlung schritt in Richtung der Radien fort und führte weiterhin zur Entstehung concentrischer Ringzonen von differentem, klimatischem Character. Und heute sind diese Differenzirungsprocesse so weit gelangt, daß nur noch der äquatoriale Tropengürtel Verhältnisse aufweist, die denen nahe kommen dürften — mehr kann man nicht wohl sagen —, die einstmals auch in den Polargegenden realisirt waren. So ist denn diejenige Zone, die zuerst am Pol ausgesondert wurde, herabgerückt, und zum wärmeren, gemäßigten Gürtel geworden, indem sich in ihrem Centrum ein neues Gebiet, dem heutigen kühl gemäßigten Gürtel entsprechend, ent-

wickelt hat. Und die letzte Veränderung, die hinter uns liegt, ist endlich die Ausbildung der heutigen Arctis gewesen.

Selbstverständlich ist dabei, daß die Verschiebungen in so schematischer Form nicht vor sich gegangen sind; wie überall, werden locale Differenzen vielfach hervorgetreten sein, die indessen, da sie im Allgemeinen nicht nachweisbar sind, keinen wesentlichen Einfluß auf die Florengeschichte im Großen und Ganzen gehabt haben werden.

Man darf ferner nicht vergessen, daß alle diese Vorgänge sehr lange Zeiträume erfordert haben. Nur so versteht man, wie es möglich ist, daß wir in historischen Zeiten, die ja geologisch nichts besagen, von alledem kaum etwas wahrnehmen können. Wissen wir doch, daß zur Zeit des Kaisers Julian im 4. Jahrhundert n. Chr. das Klima von Paris nicht wohl milder gewesen sein kann als heute. Denn auch damals gefror die Seine zuweilen und war man genöthigt, die Feigenbäume mittelst Strohhüllen zu schützen. Für langsame Florenverschiebung in Folge von Klimaänderung hat Martins[1]) einige schöne Beispiele aus dem südlichen Frankreich gegeben. Er zeigte, daß bei Montpellier *Euphorbia dendroides*, *Anthyllis Barba Jovis*, *Anagyris foetida*, *Myrtus communis* bei gelegentlich eintretenden Frösten schwer leiden und leicht ganz zerstört werden. *Myrtus* z. B. wächst dort nur noch an einer Stelle und bloß in wenigen Büschen, deren Zahl durch die Fröste langsam zurückgeht. In Folge dessen dürfte die Pflanze in kurzer Zeit gänzlich aussterben. Auch die Olive leidet im Rhonethal von der Kälte, zumal in ihrem Fruchtertrag, und ihre Cultur nimmt ab. Ebenso kann die Verbreitung von *Chamaerops humilis* herangezogen werden, die, im südwestlichen Mediterrangebiet (Nordafrika, Sicilien, Südspanien) gemein, sich an der Riviera nur noch auf einem einzigen Fundort bei Nizza an unzugänglichen Felswänden findet, aber gleichfalls an Individuenzahl zurückgeht und wohl demnächst verschwinden wird.

Die nothwendigsten allgemeinen Gesichtspunkte bezüglich der Herkunft der Pflanzen, die jetzt die gemäßigte und die arctische Zone der Nordhalbkugel bevölkern, sind in dem eben Gesagten gegeben. Die Beweise für die Richtigkeit der darauf begründeten Anschauungen verdanken wir den Polarexpeditionen. Innerhalb des Polarkreises und in dessen nächster Nachbarschaft hat man an verschiedenen Stellen fossile Floren gefunden, die, mit der jetzigen arctischen Vegetation in vollem Contrast, in den Hauptzügen ihrer Zusammensetzung das Bild der Waldungen gewähren, wie sie heute die mittlere und südliche Zone des gemäßigten Nordamerika bewohnen. *Cupuliferen, Juglans, Acer, Liquidambar, Taxodium, Sequoia, Picea* und viele andere. sind für dergleichen Florengenossenschaften characteristische Elemente. Dieselben Genossenschaften nun constatiren wir in Form fossiler Reste in den miocänen und pliocänen Ablagerungen des mittleren Europa. Und zwar sind in diesen viele Arten gemein, die Europa heute gänzlich fremd, in der ganzen alten Welt, so viel wir wissen, völlig ausgestorben sind. Die Waldflora Europas ist der Amerikas homolog, nur verarmt und an Arten und Gattungen in auffälligem Maaße vermindert. Manche Formen, wie *Fagus* und *Carpinus*, kommen beiderseits des Oceans in so ähnlichen Formen vor, daß die Artunterscheidung derselben Schwierigkeiten bereitet. Und es ist sicher, daß unsere Waldvegetation sich in ihren miocänen Wohnsitzen überall an Stelle einer älteren eocänen und oligocänen Flora von tropischem Character gesetzt hat, die gleichfalls vieler Orten in fossilem Zustand erhalten ist. Man vergleiche die ausführliche Darstellung der tertiären Fossilfunde Europas bei Heer und Gaudin.[1])

Es hat Heer[4]) die uns beschäftigenden Fossilablagerungen der Arctis um deßwillen als miocän angesprochen, weil sie dieselben Reste bergen, die für das mitteleuropäische Miocän characteristisch sind. Es ist indessen kaum möglich, daß in besagter Epoche in Gegenden so beträchtlichen Breitenunter-

schiedes, wie Mitteleuropa und Grönland sind, die gleiche Vegetation existirt haben könne. Und unter Berücksichtigung dessen neigt man jetzt wohl allgemein dahin, die derartigen arctischen Fundpunkte für entsprechend älter, etwa für oligocän anzusehen. Ist das richtig, dann würde also unsere Waldflora zur Oligocänzeit innerhalb des Polarkreises den Ursprung genommen haben. Und da sie später in der Miocänzeit, sowohl in der alten, als in der neuen Welt, so gleichmäßig gegen Süden verschoben erscheint, so wird sie das gesammte Polargebiet: Nord-Sibirien, Hudsonsbayländer, Grönland, Nowaja Semlja, Spitzbergen bewohnt haben und durch Artenaustausch von Ost nach West und umgekehrt einer ziemlich gleichmäßigen Vertheilung in demselben nahe gekommen sein. Die Meeresunterbrechungen zwischen den erwähnten Inseln, die Behringsstraße, können dabei füglich übersehen werden. Wir wissen überhaupt nicht, inwiefern sie damals vorhanden waren, welche Ausdehnung sie besaßen. Man vergl. hierzu Nathorst.[1][2])

Als dann die Abkühlung im Polargebiet fortschritt, muß unsere Waldflora von der eben hier auf ihre Kosten neu entstandenen arctischen Vegetation nach Süden getrieben worden sein. Dabei mußten die Wanderungschancen günstig für sie ausfallen, weil die zunehmende klimatische Verschlechterung ihr zweifelsohne über die südlich benachbarten Florengenossenschaften ein Übergewicht gewährte. Der gegebene Anstoß zum centrifugalen Rückzug mußte sich, ein Mal erfolgt, auf allen Radien fühlbar machen und fortpflanzen. Die südlich angrenzenden Genossenschaften wurden eben auch zur Wanderung gezwungen oder mußten in ihren stenotoperen Gliedern, die das nicht konnten, zu Grunde gehen. Die Radien, auf denen nun besagter Rückzug erfolgte, die Wanderstraßen, waren durch die Vertheilung von Land und Wasser gegeben; sie gingen von den Hudsonsbayländern nach den atlantischen Staaten Amerikas, von Nordostsibirien und Alaska ein Mal längs der pacifischen Küste eben dieses Continents,

ein ander Mal nach Japan und dem nördlichen China, cf. A. Gray[1]), von Grönland via Island, wo möglicher Weise Landverbindungen bestanden, und vom arctischen Rußland nach Europa. Im Einzelnen bleibt hier noch viel zu ermitteln, in den Grundzügen aber haben wir es nicht mit einer Hypothese, sondern mit Thatsachen zu thun. Dafür bürgen die diesseits und jenseits des Oceans, auf beiden Seiten des Pacificum vorliegenden, von einander durch die Arctis durchaus geschiedenen, vollkommen homologen, und nahe verwandte, vicarirende Arten umschließenden Floren, deren Vorfahren, wie wir sehen, in der Arctis beisammen waren. Sind doch die floristischen Beziehungen Nordasiens und Amerikas bereits Willdenow[1]) ed. II, 1798 aufgefallen, der auch schon eine Liste der ihm bekannten vicarirenden Species dieser Länder gab. Die Verarmung des eurasiatischen Repräsentanten dieser Parallelfloren gegenüber Amerika muß man freilich zunächst als gegebene Thatsache hinnehmen; auf das, was sich zu ihrer Begründung anführen läßt, wird weiterhin zurückzukommen sein. Für diese ganze Florengenossenschaft in ihren die verschiedenen Continente bewohnenden Strahlen hat Engler[1]) den sehr passenden Namen der tertiären Flora eingeführt.

Ein zweites in Betracht zu ziehendes Moment ist die Gebirgserhebung, die ja zu allen Zeiten auf der Erde stattgehabt hat, wennschon bekanntlich die ältesten Gebirge als solche gar nicht mehr existiren und im jetzt abradirten und eingeebneten Terrain, z. B. in Canada, nur aus den starken Schichtenfaltungen erkannt werden können. Offenbar müssen solche Gebirgserhebungen, vorausgesetzt, daß sie eine entsprechende Höhe erreichten, auf ihr Vegetationskleid einen analogen Einfluß wie die polare Abkühlung gehabt haben, nur von mehr localer Bedeutung.

Genau so wie in Folge der Klimaverschlechterung sich am Pol die tertiäre Genossenschaft ausbildete, die heute unsere Breiten bewohnt, hat jedes Mal da, wo ein hohes

Gebirge über die Erdoberfläche hervortrat, auf Kosten des ringsum vorhandenen Pflanzenbestandes sich eine eigene, den klimatischen Verhältnissen der betreffenden Hochlage angepaßte Genossenschaft, eine Gebirgsflora entwickeln müssen. Das muß in den Gebirgen der paläozoischen Zeit so gut wie in der mesozoischen und neogenen der Fall gewesen sein. Und da zur Miocänzeit und später hohe Gebirge in den polaren Regionen bestanden, man braucht nur an die alten Massen Skandinaviens und Grönlands zu denken, so ist der Schluß gar nicht abzuweisen, daß so gut wie später die arctische auch die tertiäre Genossenschaft ursprünglich aus derartigen Gebirgsfloren sich ableitet, die hernach, einander ablösend, bei fortgehender Temperaturerniedrigung, von ihren Bergen in die umgebenden Ebenen herunter gestiegen sind, sich dort ausbreitend. Das hat bereits Heer[1]) angedeutet, und Nathorst[1]) hat es für die arctische Flora in überzeugender Weise dargelegt. Was aber der arctischen Flora recht, das ist ihrer Vorgängerin, der tertiären, billig.

Von dem Character freilich, den die ältesten Gebirgsfloren aufwiesen, wissen wir nichts. Wir können auf ihn nur aus der Analogie mit später entstandenen, jetzt noch existirenden schließen. Die laurentischen Gebirge Canadas sind verschwunden, andere, wie Schwarzwald und Vogesen, existiren nur noch als reducirte Gebirgskerne. Das Pflanzenkleid, das sie einstmals umhüllte, ist längst der Vernichtung anheim gefallen und durch ein neues, ganz modernes ersetzt. So viel aber sehen wir klar, daß die betreffende Gebirgsflora in einem bestimmten, jeweils analogen Verhältniß zu der des angrenzenden ebenen Landes gestanden haben muß; daß also devonische Alpen keine *Phanerogamen*, sondern alpine Derivate der damals vorwiegenden *Pteridinen* und *Gymnospermen*, sowie ihrer Zwischengruppen (*Cycadofilices*) getragen haben werden. Die gegenseitigen Beziehungen endlich der Mutter- und der Gebirgsflora werden nicht in jedem Fall dieselben gewesen sein. Denn nicht alle Elemente der ersteren konnten eury-

topisch genug sein, um besser adoptirte Tochtersippen aus sich hervorgehen zu lassen. Und da das Verhältniß der dazu disponirten zu den anderen von Fall zu Fall wechselnd ausfallen konnte, so werden sich eben daraus an verschiedenen Orten der Erde wesentliche Differenzen im gegenseitigen Verhalten der Ebenen- und Gebirgsflora haben ergeben können.

Haben wir es nun mit einer ausgedehnten Region zu thun, die von einer im wesentlichen gleichartigen Florengenossenschaft besiedelt wird, und es bilden sich innerhalb dieser, sei es gleichzeitig, sei es in rascher Aufeinanderfolge, an verschiedenen Stellen hohe Gebirge, so werden es an ihnen allen dieselben die Ebene bewohnenden Sippen sein, die die bestangepaßten Descendenten zu liefern vermögen. Um deßwillen werden sie denn alle von den Abkömmlingen derselben Typen besiedelt werden. Da aber die Standortsverhältnisse in jedem einzelnen Gebirge mit großer Wahrscheinlichkeit sich verschieden gestalten, so muß durch Anpassung die Veränderung der Flora in jeweils etwas differente Bahnen gerathen. In Übereinstimmung damit werden wir also in den Gebirgen jeweils verschiedene, aber einander sehr nahe stehende Abkömmlinge gleicher Muttersippen vorfinden. Das sind wiederum parallele oder vicarirende Arten, genau so wie die, die wir schon oben p. 153 bei der Betrachtung der vom Pol herabgerückten Tertiärflora erwähnt haben.

Nun veranlaßt aber, wie schon früher p. 139 angedeutet wurde, jede Gebirgserhebung von einiger Bedeutung nicht bloß die Entstehung einer neuen sie besiedelnden Florengenossenschaft, sie übt vielmehr auch indirect eine verändernde Wirkung auf die umgebende Ebenenflora aus. Denn in der Regel werden die klimatischen Verhältnisse des Vorlandes an den verschiedenen Flanken des Gebirges erheblich differenzirt, so z. B. wenn es sich den herrschenden feuchten Winden entgegenstellt, wie das beim Himalaya, bei den Anden von Südamerika, in Neu-Seeland der Fall ist. Der der Windrichtung zugewandte Hang wird alsdann extreme Nieder-

schlagsmengen erhalten, die entgegengesetzte Seite wird trocken sein und kann durch übermäßige Trockenheit geradezu zur Wüste werden. Diesen ihren Character verdanken die tibetanisch-mongolischen Steppen, wie feststeht, ausschließlich der Hebung des Himalaya. Und ähnlich steht es bei den Anden in Peru, wo einerseits der waldreiche östliche Gebirgsabfall gegen die Hylaea durch Condensirung der Wasserdämpfe außerordentlich niederschlagreich wird, während andererseits an der Westküste der Ostwind trocken über die Berge kommt, und auch der vom Meer wehende Westwind deßhalb keinen Regen bringt, weil der Dampfgehalt der Luft durch den längs des Landes verlaufenden kalten pacifischen Meeresstrom so stark herabgesetzt wird, daß über dem erhitzten Lande keine Condensation mehr erfolgt oder doch nur geringfügig ausfällt.

Sobald nun in solcher Weise ungleichartige Veränderung der Standortsfactoren auf beiden Seiten des Gebirges sich merklich macht, muß natürlicher Weise Florendifferenzirung die unmittelbare Folge sein. Sie wird theils durch Anpassung des vorhandenen Artenbestandes nach den divergenten Richtungen, theils durch Wanderungsaustausch mit anderen entfernteren Gebieten zu Stande kommen.

Bei den mancherlei Wechselfällen, die in solchem Fall eintreten, wird es sich dann leicht ereignen, daß die Mutterarten gewisser in die Gebirgsflora eingetretener Sippen in der Ebene ihrerseits gänzlich verdrängt und vernichtet werden, im Kampf ums Dasein anderen, weither stammenden Eindringlingen vollkommen unterliegen. Giebt es doch z. B. in dem die Pyrenäen umgebenden Land keine Spur mehr von einer Sippe, von welcher die *Cyrtandracee Ramondia Myconis* abstammen könnte. Und ebenso verhalten sich in den Gebirgen der Balkanhalbinsel *Ramondia Nataliae* und die verwandte *Haberlea.* Von der heute in den europäischen Ebenenfloren durchaus fehlenden Gattung *Dioscorea* wächst eine Art, die zwergige *D. pyrenaica*, in der Hochregion der Pyrenäen,

eine andere hochschlingende, der himalayanischen *D. deltoidea* zunächst stehende Art, *D. caucasica Alb.*, ist neuerdings an ebenso isolirtem Fundpunkt in Transcaucasien von Alboff[1]) entdeckt worden. Und ebendort fand derselbe Forscher auf den Kalkgebirgen die prachtvolle *Campanula mirabilis,* die neuerdings in unsere botanische Gärten ihren Einzug hält, die aber allem Anscheine nach auf der ganzen Erde keine näheren Verwandten mehr besitzt.

Und zwar scheinen derartige, als Relicte aus alter Zeit in einzelnen Gebirgen erhaltene, isolirte Sippen sehr vielfach minder eurytopisch gewesen zu sein, so daß sie auch im Gebirge, das sie bewohnen, nur an einzelnen Stellen sich zu halten vermochten. Sie sind dann zu den seltenen Arten mit wenigen vereinzelten Standorten geworden. Außer der erwähnten *Dioscorea pyrenaica* und der *Campanula mirabilis* gehören beispielsweise dahin *Saxifraga arachnoidea*, *Zahlbrucknera paradoxa* aus Südtirol, *Wulfenia carinthiaca*, *Bruchia vogesiaca* der Vogesen und der Oberpfalz, *Bruchia Trobasana* aus dem Intrascathal am Lago Maggiore, sowie viele andere. Dergleichen Formen bezeichnet Briquet[1]) als endémismes par conservation, sie den später zu erwähnenden endémismes par novation gegenüberstellend.

Wenn innerhalb eines Florengebietes verschiedene Gebirge hervortreten, dann mußten sich, wie vorher gesagt, vicarirende Bergfloren auf ihnen ausbilden. Blieben solche Gebirge isolirt und fanden sie keine Gelegenheit, Bestandtheile ihrer Florenelemente anderswohin abzugeben, neue anderswoher zu empfangen, dann wird ihre Vegetation in unverändertem Zustand fortbestehen oder sich in ganz eigenartiger Weise fortbilden. Das ist aber, soweit unsere Kenntnisse reichen, nur äußerst selten, in absoluter Form wohl gar nirgends der Fall. Eine solche anscheinend primäre Hochgebirgsflora hat Engler[1]) für den Kara Tau im westlichen Turkestan namhaft gemacht, in welcher die durchaus endemischen alpinen Arten sammt und sonders zu Gruppen und

Gattungen gehören, die noch heute die Umgebung des Gebirgsfußes bevölkern. Warum freilich dieses Gebirge in so hohem Maaße seine Primärflora bewahren konnte, warum diese nicht mit der des verhältnißmäßig nahe gelegenen Thian-schan in Wechselwirkung trat, das bleibt unklar. Hier müßten neue, auf diese Fragestellung gerichtete floristische Untersuchungen einsetzen, die uns möglicher Weise Aufklärung bringen könnten. Es ist dieser Fall um so merkwürdiger, als selbst die so weit von einander gelegenen Hochgebirge Afrikas, Abyssinien nämlich, Kamerun und der Kilima-Ndjaro so viel floristische Beziehungen zu einander zeigen, daß eine gegenseitige Einwirkung der betreffenden Floren kaum von der Hand gewiesen werden kann. Man vergl. dazu Engler.[6][7]

Bei weitem der gewöhnlichere Fall ist also der, daß die verschiedenen Gebirge mit einander in Austausch treten konnten, so daß die Arten des einen sich auf dem andern ansiedelten und umgekehrt. In vielen Fällen macht man dafür den Wind und die Vögel verantwortlich. Im eurasiatischen Gebiet aber war solcher Austausch offenbar ganz besonders durch die Eiszeit begünstigt, die am Ende der pliocänen Periode hereinbrach und von der wir weiterhin noch ausführlicher zu reden haben werden. Denn sie mußte es den Bergpflanzen vielerorts ermöglichen, in die Ebene herabzusteigen und sich so schrittweise zu den anderen benachbarten Bergketten zu verbreiten. Damit hängt zweifelsohne die große Ähnlichkeit vieler eurasiatischer Gebirgsvegetationen zusammen, bei welchen wir vielfach identische oder doch nur sehr wenig verschiedene Formen vorfinden, die in ihren jetzigen Wohnsitzen durch weite Zwischenräume getrennt sind, deren klimatische Verhältnisse sie heutzutage für diese Arten ganz unüberschreitbar machen. Und wenn wir es in solchem Fall nicht mit identen, sondern nur mit nächstverwandten Arten zu thun haben, so wird das, gleichgültig, in welcher Weise diese Typen gewandert sind, darin seinen Grund haben, daß die betreffende Species, zu rascher

Veränderung und Bildung jüngerer Derivatsippen neigend, auf den neu erworbenen Wohnsitzen wiederum Parallelarten, nur jüngeren Ursprungs als die früher betrachteten, bildeten. Das wären also ebenfalls vicarirende Species der Art wie die p. 157 erwähnten, nur jüngeren Ursprungs und minderer Abweichung von einander. Das sind Briquets[1]) „Endémismes par novation“.

Für die thatsächliche Verbreitung der eurasiatischen Gebirgspflanzen auf den einzelnen Gebirgen existirt eine sehr ausgedehnte Literatur. Hier mag wesentlich auf die Pflanzenlisten bei Engler[1]) und auf die klare und übersichtliche Darstellung Jeroschs[1]) verwiesen werden, in welcher auch die Resultate früherer Autoren ausführlich besprochen sind. Nur ein paar wenige Pflanzen will ich hier als Beispiele erwähnen. *Tofieldia calyculata*, *Peristylus albidus*, *Saxifraga aizoides*, *stellaris*, *Gentiana nivalis* sind in den Alpen und in Skandinavien zu Hause. Den Pyrenäen, Alpen, Skandinavien, dem Altai und dem Himalaya sind u. a. gemeinsam: *Aconitum Anthora*, *Viola pinnata*, *Aster alpinus*, *Allium Victorialis*, *Elyna spicata*, *Orobus luteus*, *Leontopodium alpinum*, von welchen die beiden letzteren in verschiedene petites espèces zerfallen, die verschiedenen Gebirgen eignen. Man vergleiche desfalls für *Orobus luteus*, dessen bei uns gedeihende Form *Orobus occidentalis* ist, die Arbeit von Fritsch,[1]) für *Leontopodium*, wo die Sache weit complicirter liegt und dringend weiterer Untersuchung bedarf, Franchet[1]) und Uexküll Gyllenband.[1]) *Viola cornuta* lebt in den Pyrenäen und ist neuerdings auch in den Alpen nachgewiesen. Mouillefarine.[2]) Ein paar vicarirende Arten giebt Engler[1]) v. I, p. 60 aus Macedonien, Montenegro, Griechenland und Italien an. Eine ähnliche Verbreitung bieten *Petrocallis pyrenaica*, bis zu den Carpathen reichend. *Paradisia Liliastrum*, *Crocus vernus*. *Gentiana pannonica* und *bavarica*, *Rhododendron hirsutum* und *ferrugineum* sind ausschließlich alpin beheimathet. *Angelica pyrenaea* endlich ist nur auf die Pyrenäen, die Auvergne und die Vogesen be-

schränkt; warum sie dem nahe gelegenen Schwarzwald fehlt und auch die Alpen nicht erreicht, weiß man nicht.

Natürlicher Weise ist es nun ungemein schwierig, in manchen Fällen vielleicht sogar unmöglich, das relative Alter sowie den Entstehungsort und die Verbreitungsweise jeder besonderen Art oder Artengruppe festzustellen. Die Gewinnung der dazu nöthigen Anhaltspunkte erfordert für jeden Einzelfall eingehende Studien; mit einer Statistik der Verbreitung allein ist es, wie Engler mit Recht ausführt, durchaus noch nicht gethan. Derartige Studien sind eine wichtige Aufgabe der speciellen Pflanzengeographie, der sich hier ein ausgedehntes Feld darbietet. Auf dasjenige, was sie bereits gefördert hat, kann aber an dieser Stelle nicht eingegangen werden, und das um so weniger, als es doch weiter unten nothwendig wird, darauf zurückzukommen.

Wir haben im Früheren, p. 131, der Gletscher als wirksamer Verbreitungsvehikel für Pflanzen und Samen gedacht, wir müssen aber nochmals auf dieselben zurückkommen, weil sie noch eine andere pflanzengeographische Bedeutung haben, insofern ihr Verhalten mit einer Störung des Gleichgewichtszustandes der Vegetation in bestimmter Beziehung steht. Betrachtet man einen der heutigen großen alpinen Gletscher, so findet man auf seinen Moränen, in den Schotterbetten, Glacialsanden und Thonen, die sich vor seiner Front ausbreiten, eine größere Anzahl von Species, die man sonst nur in viel höheren Lagen des Gebirges zu sehen gewohnt ist. Sie gedeihen hier in der Waldregion vortrefflich. Das ist die Folge der starken Temperaturherabsetzung durch das dem Gletscher entströmende Eiswasser, die, den Pflanzen der Waldregion nicht zuträglich, deren Concurrenz abschneidet. Von ihrem ursprünglichen Fundort waren sie mit auf dessen Rücken gefallenen Felsstücken in den Seiten- und Mittelmoränen zu Thal geführt worden. Auf den Mittelmoränen großer Gletscher, wie des Gorner bei Zermatt, die verschiedenen Firnmulden entstammen, kann man häufig, so-

lange sie noch isolirt sind, die Florenverschiedenheiten erkennen, wie sie durch das Gesteinsmaterial differenter Herkunft und Beschaffenheit bedingt werden.

Die auf solche Weise in die vor der Gletscherfront gelegenen Kiesbetten hinabgeführten Gewächse werden nun durch des Gletschers Thätigkeit andauernd deplacirt; sie wandern thalabwärts, sobald der Gletscher vorschreitet, das von den Thalbewohnern entblößte Terrain einnehmend; sie ziehen sich thalaufwärts zurück, sobald er zusammenschrumpft. Im ersten Fall werden ihre vorherigen Wohnsitze immer wieder von der Grundmoräne und dem Eis überdeckt, im letzteren von der nachrückenden und die kahlen Gletscherböden besiedelnden Thalvegetation occupirt. Also ist es die Bewegung des Gletschers, die im Thalboden fortdauernd langsame Verschiebungen der Vegetation bewirkt, die im fortgesetzten Kampf ums Dasein einen Gleichgewichtszustand von Dauer und Bestand nicht aufkommen läßt.

Ähnliche Phänomene nun, wie die, welche wir bei unsern Gletschern finden, müssen mit Nothwendigkeit und in viel ausgedehnterem Maaßstab in der diluvialen Eiszeit stattgehabt haben, in welcher ja die Gletscher der Nordwestpartie Europas so unendlich viel größere Ausdehnung darboten. Auf unserem Continent ist die diluviale Vereisung wesentlich von zwei Centren ausgegangen, vom Skandinavischen Gebirgskern und von den Alpen. Die skandinavische Eismasse hat sich aber, ihrer nördlichen Lage und ihrer Vereinigung mit dem Polareis halber, viel gewaltiger entwickelt als die andere. Es waren ja damals auch außerhalb der Alpen in den höheren Gebirgen Westeuropas Gletscher vorhanden, wie z. B. in den Pyrenäen, der Auvergne, dem Schwarzwald und den Vogesen, aber diese konnten den alpinen gegenüber doch nur geringe Bedeutung beanspruchen.

In den Westalpen war die Vergletscherung von großer Ausgiebigkeit. Alle Hauptthäler umschlossen hier gewaltige Eisströme, die sie bis zu großer Höhe ausfüllten und sich,

an Mächtigkeit abnehmend, von den Thalmündungen aus weithin in den Ebenen ausbreiteten. Indem dabei die einzelnen Gletscher sich fächerartig verbreiterten und seitlich vielfach mit einander verschmolzen, stellten sie außerhalb des Gebirges eine continuirliche Eismasse her, die, den constituirenden Hauptzuflüssen jedes Mal entsprechend, am Rand mit convex hervortretenden Ausbuchtungen versehen war. Gegen Osten nahm die Vergletscherung ab, es kam keine Eisbordüre mehr im Vorland zu Stande; zuletzt treten die Einzelgletscher gar nicht mehr aus ihren Thalmündungen hervor. Das hängt offenbar mit der geringeren Niederschlagsmenge zusammen, die diese Theile des Gebiets, ihrer continentaleren Lage entsprechend, erhielten.

Der colossalste aller alpinen Gletscher war der des Rhonethals, er erfüllte das ganze Wallis und lagerte seine Moränenblöcke an den Gehängen bei Martigny in 2000 m Höhe ab. Falsan.[1]) Weiterhin erfüllte er das lemanische Becken und staute sich gegen den Jura, den seine Front in der Chasserongegend erreichte. Alle Jurakämme wurden mit erratischen Blöcken beladen; die Pässe dieses Gebirges wurden vom Gletschereis überschritten, welches so mit den localen Gletschern desselben verschmolz. In Folge der Stauung theilte sich ferner der Gletscherstrom; ein Strom wandte sich gegen Südwesten, zwischen Jura und Alpen fortrückend und bei Genf den großen Gletscher des Arvegebietes aufnehmend; sich endlich ausbreitend und bis in die Gegend von Lyon erstreckend. Der andere war nach Nordosten gewandt, er füllte Neufchateler und Bieler See, bedeckte das ganze Schweizer Plateau über Freiburg und Bern bis gegen Aarau hin, kleinere alpine Gletscher in großer Zahl incorporirend. Im Osten endlich trat er mit dem Gletschergebiet von Reuß, Aar und Limmat und mit dem des Rheins in Verbindung, welches über den Bodensee hinweg bis nach Biberach und Sigmaringen in Schwaben reichte. Auch das südliche Bayern hatte seine Eisbordüre, die sich aber nur bis etwa in die

Gegend von München erstreckte und aus den Thälern des Lechs, der Amper, der Isar und des Inn hervortrat. Weiter östlich gab es wohl noch Thalgletscher, aber keine zusammenhängenden Eisdecken im Vorland mehr.

Viel compacter und größer war die gewaltige Inlandeisdecke, die Skandinavien zum Kern hat. Zur Zeit ihrer mächtigsten Entwicklung bedeckte sie ganz Skandinavien, Finnland und Nordrußland bis gegen den Ural hin; erfüllte die Ostsee und verbreitete sich in der Norddeutschen Ebene fast bis zum Harz, von da in schräger Richtung nach dem Riesengebirge und durch Galizien mit ihrer Grenze verlaufend. Lemberg und Kiew, Woronesch und Nishne Nowgorod fallen nach Karpinski[1]) noch in die eisbedeckte Gebietszone hinein. Im Westen war Großbritannien mit Ausnahme des äußersten Südostens vom Eis überzogen. Zwischen Norwegen und England soll die Nordsee vom Eis erfüllt gewesen sein, was bei ihrer beträchtlichen Tiefe schwer begreiflich erscheint. Deßhalb möchte wohl Geinitz[1]) Meinung viel für sich haben, nach welcher zwischen beiden Ländern sich wesentlich nur eine geschlossene Packeisdecke von colossaler Mächtigkeit erstreckt haben werde.

Auch Amerika hat seine Eiszeit hinter sich. Hier liegen aber die Verhältnisse einfacher als in Europa, weil die querverlaufende Hauptgebirgsaxe des eurasiatischen Continents fehlt; die vorhandenen Gebirge im Allgemeinen eine nordsüdliche, der Cordillere parallele Richtung einhalten. Hier schiebt sich die polare Eismasse, die ganze Region der großen Seen bedeckend, weit gegen Süden vor. Ihre Südgrenze liegt am atlantischen Ocean südlich von New-York, sie läuft nordwestlich gegen den Eriesee, biegt dann gegen Süden um, etwas nordwärts von Pittsburg und Wheeling abschneidend, umfaßt einen großen Theil von Ohio mit der Stadt Columbus, füllt das Dreieck zwischen Ohio und Mississippi fast gänzlich aus und geht dann, dem Missouri annähernd parallel, aber etwas gegen Westen über ihn hinüber greifend, durch die

Staaten Missouri, Kansas, Nebraska, Dakota. Zuletzt tritt sie ins britische Amerika ein und hier ist ihr weiterer Verlauf gegen Westen noch nicht klar gelegt. Man weiß auch noch nicht mit Sicherheit, ob die Gletscher, die in den Rocky Mountains und in der Sierra Nevada bestimmt bestanden, isolirt blieben oder mit ihr in directe Verbindung traten. Heute haben diese Gebirge ihres trockenen Klimas wegen nur spärliche und wenig besagende Gletscherreste aufzuweisen. Starke Vereisung ist erst weiter nördlich in den niederschlagsreicheren Küstengebirgen Alaskas zu finden.

Es wurde schon oben p. 132 darauf hingewiesen, daß man solch' große Landeismassen, wie sie das nördliche Amerika und Nordeuropa bedeckten, mit unsern heutigen alpinen Gletschern kaum vergleichen darf. Es wurde deßhalb zum Vergleich das noch persistirende Landeisschild Grönlands herangezogen. In Folge des Verschwindens der Steinblöcke im Eis erweist sich nun solche Landeisdecke für den Pflanzentransport verhältnißmäßig wenig geeignet. Und es ist fraglich, ob in dergleichen Eiswüsten sich überhaupt an irgend welchen Orten Pflanzen zu halten vermochten. Im Gegensatz zu Warming[2]) möchte ich mit Nathorst[1]) glauben, daß das nicht oder doch nicht in irgend nennenswerthem Maaße der Fall gewesen sei. Vielleicht könnten einzelne Arten, die auch jetzt nur im allerhöchsten Norden sich finden, die Eiszeit innerhalb des Polarkreises überdauert haben. So z. B. *Pleuropogon Sabinei*, *Phippsia algida*, *Dupontia Fischeri*. Von solchen Formen abgesehen, mußten also die Pflanzen, die das betreffende Gebiet vor dem Auftreten der Eisbildung bewohnten, in Folge von deren Entwicklung allmählich nach allen Richtungen aus ihren Wohnsitzen hinauscentrifugirt worden sein.

Wenn wir nun, worauf schon früher p. 156 hingewiesen wurde, mit Nathorst annehmen dürfen, daß die arctische Flora sich ursprünglich, noch in praeglacialer Zeitperiode, als Gebirgsflora auf den Hochgebirgen Grönlands und Skandinaviens

entwickelt hatte, so mußte dieselbe hernach durch die zunehmende Eisbedeckung heruntergetrieben werden und die umliegenden Gebiete besiedeln. Hier fand sie während der langen Dauer der Glacialzeit Raum und Zeit zu vollständiger Vermischung und Verschmelzung, und von diesem Moment leitet Nathorst es ab, daß so viele Arten derselben, wie z. B. *Dryas octopetala*, eine ganz gleichmäßige circumpolare Verbreitung erlangt haben. Es sind das eben die ältesten polaren Gewächse, von denen man nie wird eruiren können, ob ihre Wiege in Grönland oder in Skandinavien gestanden. Es giebt neben ihnen in der arctischen Flora viele andere Arten, die noch heute, ein Mal auf Eurasien, ein ander Mal auf Amerika beschränkt erscheinen. Sie hält Nathorst für jüngere Eindringlinge in die Genossenschaft, die, den Gebirgsfloren des Altai und der Rocky Mountains entstammend, erst viel später in die arctische Flora eintreten konnten. Das konnte nämlich erst dann geschehen, als die Arctis sich so erweitert hatte, daß ein Überwandern aus diesen Gebirgsfloren durch das Zwischenland nicht mehr auf große Hindernisse stieß.

Nicht anders als unsere heutigen Gletscher werden auch diejenigen, aus denen sich später die Landeismassen entwickelten, im Anfang die Flora ihrer Ausgangsthäler vor ihrer Stirn zurück- und in die Ebene hinausgetrieben haben. Dabei wurde ihnen der Kampf mit den dort lebenden Gewächsen dadurch erleichtert, daß die mit der Zunahme des Eises verknüpfte Temperaturerniedrigung hier viel weiter hinaus sich fühlbar machen mußte, als das bei unseren recenten Gletschern der Fall. Eine Florenmischung eigenthümlicher Art, aus dem Kampf ums Dasein zwischen den vermengten Hochgebirgs- und Thalbesiedlern hervorgewachsen, mußte das Resultat sein. Und da die ursprünglichen Floren doch nicht an allen Stellen des Gebirgsstockes identisch waren, da sie immerhin gewisse Unterschiede aufweisen konnten, so werden auch bei diesem Daseinskampf verschärfte locale Differenzen und ein

von Ort zu Ort ungleiches Mengungsverhältniß der Constituenten der neuen Mischflora zu Stande gekommen sein.

Als dann nach langer Zeit der Eisverbreitung die Gletscher definitiv oder wenigstens temporär energisch zurückgingen, da mußte sich ihre ansaugende Wirkung auf die im Vorland wachsenden Pflanzenconsortien geltend machen. Diese konnten in der Zwischenzeit noch mannigfache wesentliche Änderungen erlitten haben; auf jeden Fall mußten sie nun wie sie gerade waren, den Gletschern folgend, in die Thäler hinaufwandern. Und ihre bisherigen Wohnsitze werden wiederum von andern, weiter in die Ebene fortgedrängten und nun zurückkehrenden, Typen occupirt worden sein.

Nun werden aber die in verschiedene Thalgebiete hinauf aspirirten Genossenschaften, eben weil sie von Ort zu Ort andere Localfärbung aufwiesen, hier und dort gegebene Arten voraus gehabt haben, die dann getrennt und um so mehr isolirt werden mußten, als ihnen in Folge der klimatischen Änderung der Weg thalab und wieder thalauf verschlossen blieb, als die hohen, ein Thalsystem von dem anderen scheidenden Bergketten ihrer seitlichen Verbreitung innerhalb des Gebirges große Hindernisse in den Weg legten.

Gar manchen Gewächses disjunctes und scheinbar unbegreifliches Wohngebiet wird in dieser Weise zu Stande gekommen sein. Eine solche Pflanze mag etwa ursprünglich auf dem ganzen Gebirgsstocke oder doch auf bestimmten Theilen desselben, die die geeignete Kalk- oder Schieferunterlage boten, verbreitet gewesen sein. Nachdem sie von den Gletschern in die Ebene hinausgetrieben worden war, ging sie im Kampf mit den dortigen Gewächsen an den meisten Orten zu Grunde, nur stellenweise hier und da noch ihr Leben fristend. Solche Stellen würden etwa dem entsprechen, was Chodat und Pampanini[1]) „massifs de refuge“ nannten. Und als dann endlich die Rücksaugung in das Gebirge einsetzte, so stiegen jetzt diese Colonien, wo sie sich gerade befanden, in den Nachbarthälern herauf, hier einzelne, oft

durch sehr große Distanzen geschiedene, locale und beschränkte Verbreitungsbezirke besiedelnd.

Es sind nun freilich sowohl Engler[1]) als Chodat und Pampanini[1]) der Meinung, daß diese massifs de refuge für unsere Alpen in dem Gebirge selbst gesucht werden müßten, an besonders begünstigten Stellen, an denen sie, umgeben von Eiswüsten, überdauern konnten. So suchen sie den Reichthum an Endemismen zu erklären, der sich bekanntlich in ganz bestimmten Gegenden, ja einzelnen Thalschaften zusammendrängt, so daß sie in diesen gruppenweise erscheinen. Solche Gegenden sind, wie Jedermann weiß, Kärnthen und Krain, Giudicarien, die Umgebung der italienischen Seen und die äußersten Westalpengebiete. Mit M. Jerosch[1]) möchte ich diese Erklärung, der Mächtigkeit der Vereisung dieser Gebiete in der Höheperiode der Eiszeit halber, in Zweifel ziehen. Mir erscheint glaublicher, daß die betreffenden Typen sich weiter nach Süden in den Apennin, die letzten Vorhügel der Alpen, die Mt. Berici bei Vicenza, die Euganeen, sowie im Osten in die Berglandschaften der Balkanhalbinsel, die, soweit bekannt, kaum Gletscher trugen, zurückgezogen haben werden, von wo sie dann, als günstigere Bedingungen eintraten, nur sehr decimirt und zersprengt, zurückkommen konnten. Auf solche Weise würde auch die auffällige Thatsache verständlicher werden, daß die endemismenreichen Gebiete fast alle in den Südalpen liegen, daß die Nordalpen ihrer, wennschon einzelne seltene und isolirte Pflanzen auch ihnen eignen, fast völlig entbehren. Im Norden hat eben die Eiszeit viel gründlicher mit ihnen aufräumen können; in Folge dessen konnten hier beim Gletscherrückzug nur die in der Ebene weithin verbreiteten Formen zurückaspirirt werden.

Um Beispiele, mit welchen das Gesagte belegt werden kann, ist man nicht weiter in Verlegenheit. Da bieten sich zunächst *Daphne Blagayana* und *Trochobryum carniolicum*, die man beide ursprünglich nur an einzelnen beschränkten Fundorten bei Laibach kannte, die aber jetzt im balkanischen

System gefunden worden sind, in welchem die erstere ganz zweifellos ihr Verbreitungscentrum besitzt. Ihre Verbreitung von Albanien bis Krain hat Beck von Mannagetta[1]) p. 234 übersichtlich zusammengestellt. *Rhododendron ponticum*, nur mit amerikanischen Arten nahe verwandt, ist sicher ein Glied der tertiären Genossenschaft. Man darf annehmen, daß es vor der Eiszeit über das ganze Alpengelände und weit nach Osten und Westen darüber hinaus verbreitet gewesen sein werde. Denn heute lebt es in den Gebirgen von Trapezunt am Südrand des schwarzen Meeres und in der Sierra Morena und der Sierra de Monchique im äußersten Südwesten der pyrenäischen Halbinsel. Willkomm.[1]) Fossile Blätter und Früchte desselben aber sind in der interglacialen Höttinger Breccie bei Innspruck, wie Wettstein[5]) nachwies, am Iseosee bei Pianico, A. Baltzer,[1]) sowie bei Lugano, E. Fischer,[1]) gefunden worden.

Und wenn man in manchen Fällen nicht dieselbe Species, sondern vicarirende Arten derselben Gattung vorfindet, so deutet das in der Regel darauf hin, daß eine solche Gattung mit vielen Arten verbreitet war, daß aber nur wenige von diesen sich an einzelnen Stellen haben erhalten können, zumal dann, wenn alle Umstände dafür sprechen, daß man es mit Arten von alter Ausprägung zu thun habe. So steht die Sache z. B. mit der Gattung *Wulfenia*. Es ist das wahrscheinlich ein paläotropischer Typus — Amerika hat keine näheren Verwandten —, der sich bis über die Eiszeit hinaus auf eurasiatischem Boden gehalten hat, ursprünglich vermuthlich viel gegliedert und weithin verbreitet war, jetzt aber nur noch in 4 disjuncten, scharf von einander geschiedenen Arten fortbesteht und dadurch sein hohes Alter verräth. Die 4 Arten sind *W. Amherstiana* des Himalaya, *W. orientalis* Syriens, *W. Baldaccii* Albaniens und endlich *W. carinthiaca* von der Kühweger Alp in Kärnthen. Gleichfalls paläotropisch und ähnlichen Verhaltens sind die *Ramondien* und *Haberlea* der Pyrenäen und der Balkanhalbinsel, von denen schon

früher p. 158 geredet wurde. *Forsythia* dagegen, die hier gleichfalls angezogen werden kann, mit ein paar Arten in Japan und China wachsend, neuerdings von Baldacci auch in Albanien gefunden (*F. europaea*), vergl. Beck von Mannagetta,[1]) dürfte, soweit man das beurtheilen kann, der tertiären Genossenschaft angehören.

Wenn oben unter den Relictstationen der Südalpen das Wallis mit seinem bekannten Reichthum an südlichen Typen keine Erwähnung gefunden hat, so ist das in dem Umstand begründet, daß man die hier gedeihenden auffälligen Typen kaum als Endemismen im bisherigen Sinn bezeichnen kann, weil sie alle, mehr oder weniger deutlich, nur extreme Standorte eines ausgedehnteren Verbreitungsbezirks darstellen und nach dem übereinstimmenden Urtheil der Autoren, die sich eingehender mit ihnen beschäftigt haben, Einwanderungen in später postglacialer Zeit ihren Bestand verdanken. Nur bezüglich der Wege, die diese Einwanderer genommen haben, ist Klarheit noch nicht in allen Fällen erreicht. Christ[1]) ließ dieselben ein Mal der Straße des Rhonethales folgend hinaufsteigen, ein ander Mal aus den Thälern Piemonts herüberkommen. Auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen über die verbindenden Zwischenstationen in den Savoyischen Alpen hat Briquet[2])[3]) dessen Ansicht vollinhaltlich bestätigt, nachdem Chodat[1]) ganz besonders die Verwandtschaft der Walliser mit der piemontesischen Flora betont hatte. Durch den Wind oder die Vögel konnte sie ja über die hohen Ketten herübergebracht worden sein und in den trockenen und warmen Walliser Thälern reichliche, zu ihrer Ansiedlung geeignete Standorte gefunden haben. Den Rhoneweg dürften von diesen wallisisch-savoyischen Gewächsen unter andern gekommen sein: *Lychnis coronaria*, *Cotinus Coggyria*, *Anthyllis montana*, *Trochiscanthes nodiflora*, *Lonicera etrusca*, *Cyclamen neapolitanum*, *Kentrophyllum lanatum*, *Xeranthemum inapertum*, *Carpesium cernuum* und viele andere. Bei *Hugueninia tanacetifolia*, *Scutellaria alpina*, *Astragalus aristatus*, *Achillea setacea*,

Centaurea maculosa var. valesiaca, Onosma stellulatum, Trisetum Gaudini dürfte alles für piemontesischen Ursprung sprechen. Manche andere bleiben zweifelhaft, so *Ephedra helvetica, Ononis rotundifolia, Astragalus monspessulanus, Bulbocodium vernum* u. a.; *Tulipa Didieri* ist sicher wie alle Tulpen in Mitteleuropa durch den Menschen auf die Äcker bei Sitten verschleppt.

Wenn wir nun zusehen, inwieweit sich die schiebende Einwirkung der eiszeitlichen Vergletscherung im gegebenen Fall einer bestimmten Flora nachweisen läßt, so finden wir in der Literatur doch nur einzelne genügend gesicherte Beispiele vor. Es sind eben bei derartigen Studien stets sehr detaillirte und eingehende Untersuchungen erforderlich, denen gar oft die Complicationen hindernd in den Weg treten, die aus dem Mitwirken anderer, jeweils verschiedener und schwer oder gar nicht eliminirbarer Umstände resultiren. Eines der besten bietet uns eine Untersuchung, den Rhonegletscher betreffend, die wir Briquet[2]) verdanken.

Es ist ja schon lange bekannt und schon von Heer[2]) zur Genüge hervorgehoben worden, daß die hohen Ketten des Jura eine sehr eigenthümliche Mischflora darbieten, in der das alpigene Element eine große Rolle spielt, in der aber auch Species vertreten sind, die, den Alpen fremd, erst im arcto-skandinavischen Norden sich wieder finden. Von ihrer Herkunft wird nachher zu reden sein. Heer[2]) bereits hatte zur Erklärung des alpinen Pflanzenbestandes der jurassischen Flora den Rhonegletscher in Anspruch genommen, auf dessen Rücken unter Beihülfe der Moränenblöcke die fraglichen Pflanzen direct aus dem Wallis herübergekommen sein sollten. Allein diese Ansicht Heers wird, ganz abgesehen von der Schwierigkeit ausgiebiger Pflanzentransporte auf dem Rücken eines Landeises, schon dadurch widerlegt, daß gerade die allercharacteristischsten alpigenen Formen des Jura im Wallis vollkommen fehlen. Als solche citirt Christ:[1])[2]) *Aconitum Anthora, Ligusticum ferulaceum, Hypericum Richeri, Geranium*

nodosum, *Androsace lactea*. Da aber diese, wie schon Thurmann[1]) hervorgehoben hatte, sich sammt und sonders in den westlichen Kalkalpen, z. B. im Massiv der Grande Chartreuse finden, so schließt Christ, der Jura habe seine alpigenen Elemente vielmehr aus dem Südwesten bezogen. Und in der That besteht zwischen beiden in Frage stehenden Floren viel Übereinstimmung, wenn man nämlich von den die Gipfelregion der Westalpen bewohnenden Hochgebirgsformen absieht, die eben des Mangels geeigneter Standorte halber unmöglich in den viel niedrigeren Jura übergehen konnten. Und wenn etwa noch ein Zweifel an der Zutreffendheit der Christ'schen Anschauung hätte bestehen können, so ist dieser durch die schöne Arbeit von Briquet[2]) definitiv beseitigt. Und hier ist gleichzeitig in erfreulicher Weise klar gestellt, wie die Wanderung besagter Gewächse erfolgt sein muß.

Zur Zeit der größten Ausdehnung des Rhonegletschers nämlich lebte um seine Frontausbreitung eben die alpine Flora, aus ihren ursprünglichen Wohnsitzen herausgetrieben, die wir heute, freilich gewiß in verarmter Beschaffenheit und differenter Vertheilung, die Westalpen bevölkern sehen. Zwischen Genf und Culoz durchbricht die Rhone in enger Thalschlucht die jurassischen Kalkketten, deren Fortsetzung, weiter südlich mit den Savoyer Kalkalpen zusammenschließend, sich an das Massiv der Grande Chartreuse anlehnt. Und östlich vom Genfer See setzen die Savoyer Alpen, nur durch den Rhonedurchbruch im Unterwallis von diesen getrennt, an die Waadtländer Kalkgebirge an. Die Wiederbesiedlung aller dieser Bergzüge ist nun derselben Pflanzengenossenschaft zugefallen, die zunächst in den Stock der Grande Chartreuse eintrat und sich weiterhin südlich durch Savoyen, nördlich in den Jura verbreitete. So wanderten die Pflanzen längs des Rhonethals und zu beiden Seiten des lemanischen Beckens fort, wobei ihre characteristischen Elemente allmählich in jedem der beiden Strahlen successive zurückblieben, so daß sie sowohl in Savoyen als im Jura mit zunehmender Ent-

fernung vom Ausgangspunkt spärlicher werden. Es erreichen z. B. *Hypericum Richeri* und *Aconitum Anthora* einerseits den hohen Genfer Jura, sie sind andererseits in Savoyen zu Hause, fehlen aber in den Waadtländer Alpen, vermuthlich weil sie die Rhonethalspalte nicht zu passiren vermochten, und sind auch im niederen nördlichen Jura nicht mehr vorhanden. Ein sehr characteristisches Glied der jurassischen Gebirgsflora ist *Rhododendron ferrugineum;* sein Vorkommen ist um so auffallender, als es den Kalk im Allgemeinen meidet (vergl. p. 112). Es ist aber dieses sein anormales Vorkommen unschwer zu verstehen. Denn in den Westalpen fehlt *Rhododendron hirsutum*, welches man auf dem Jura eher als *Rh. ferrugineum* zu finden erwarten würde, vollständig, selbst im Wallis kommt es nur an wenigen Stellen vor. Als sich der Rhonegletscher zurückzog, konnte in seinem Gefolge demnach nur *Rh. ferrugineum* wandern, daher denn der Jura auch nur dieses empfing. Und nun, von dem Wettbewerb mit *Rh. hirsutum* befreit, konnte es sich ohne Schwierigkeit weithin verbreiten.

Wenn wir uns nach dem Gesagten von der Wiederbesiedelung der westlichen Partien der Alpenkette bei dem Gletscherrückgang ein ungefähres Bild machen können, so ist das freilich nicht mehr mit der gleichen Sicherheit möglich, sobald es sich um die Verhältnisse in den Centralalpen handelt. Hier treten eben Complicationen hinzu, die die Eindeutigkeit der Befunde stören, und die sich im Wesentlichen auf die sich geltend machende Einwirkung der Norddeutschland überziehenden arcto-skandinavischen Inlandeismasse zurückführen lassen. Schon in der Flora des Jura tritt ja, wie vorher erwähnt, diese Einwirkung in minderem Grade zu Tage, indem sich dort auf ausgedehnten Mooren, die über glacialem Detritus lagern, eine Anzahl Pflanzen offenbar arcto-skandinavischer Herkunft finden, die in den Alpen fehlen oder auf ihnen nur an ganz vereinzelten Standorten vorkommen. Beispielsweise mögen genannt werden: *Saxifraga Hirculus,*

Betula nana. *Alsine stricta*, *Carex chordorrhiza*, *C. Heleonastes*. Martins.[2]) Es sind das Gewächse, die, durch das Eis aus dem Norden vertrieben, sich in der mitteleuropäischen Landschaft weithin verbreiteten, sich in mannigfaltiger Weise mit dem von seinen Bergen herabgestiegenen alpinen Florenelement vermengend. So war also durch Zuzug von Norden und Süden eine eigenthümliche arcto-alpigene Mischflora entstanden und diese mußte später am Ende der Eiszeit sowohl nach Skandinavien als auch gegen Jura und Alpen zurückgesaugt werden, während ihre Stelle in der Ebene von anderen Pflanzen besetzt wurde. Wenn sich nun, wie es vielfach der Fall, skandinavische Pflanzen schon bis vor die Stirn der alpinen Vereisung verbreitet hatten, so konnten sie die Alpen bei deren Rückzug ersteigen, und andererseits konnten offenbar unter Umständen ebenso alpigene Formen nach Skandinavien gelangen. Und Pflanzen beiderlei Abstammung mußten sich nach Lage der Verhältnisse beim Eisrückzug auf höheren, im Zwischengebiet gelegenen Gebirgszügen wie Jura, Vogesen, Schwarzwald, Harz, Riesengebirge einfinden können, wie das denn auch der Fall gewesen ist.

Denn daß in dem Zwischengebiet der großen Eisbedeckungen Europas in der Eiszeit, zeitweilig wenigstens, eine arcto-alpigene Vegetation gelebt hat, die die besprochenen Austausche ermöglichte, das geht mit absoluter Gewißheit aus den Fossilfunden hervor, die in den Torflagern und den Glacialthonen dieser Landschaft zumal von Nathorst[3])[4]) gemacht worden sind. Dieser Forscher wies an vielen Stellen besagter Region die Blätter dreier characteristischer Glacialpflanzen, *Salix polaris* nämlich, *Betula nana*, *Dryas octopetala* nach. Und zu ihnen gesellen sich, in verschiedener Vertheilung von Ort zu Ort, noch andere Gewächse ähnlichen Characters, wie *Salix reticulata*, *Saxifraga Hirculus*, *Arctostaphylos Uva ursi*, *Hypnum badium*, *H. turgescens*. Reste dieser Gewächse wurden an verschiedenen Orten Schwedens, der

Ostseeprovinzen, Ostpreußens (*Hypnum turgescens*), bei Oertzenhof in Mecklenburg, bei der Holtenauer Schleuse nächst Kiel, bei Hoxne in Suffolk, Cromer in Norfolk, in Yorkshire, bei Schussenried in Württemberg, im Kolbermoor Oberbayerns, endlich auch in der ebenen Schweiz bei Schwerzenbach (Canton Zürich) und bei Wauwyl (Canton Luzern) gefunden. Von ihnen sind zweifellos arctischer Herkunft, nicht alpigener: *Betula nana*, *Salix polaris*, *Saxifraga Hirculus*, *Hypnum turgescens* und *badium*. Drei derselben haben sich in der Ebene und den niedrigeren Gebirgen als Relicte an manchen Stellen bis heute erhalten, so *Saxifraga Hirculus* um Berlin, auf dem Jura, am Fuß der Salzburger Alpen; *Betula nana* in Ostpreußen, auf dem Brocken, in den Sudeten, dem Erzgebirge und Fichtelgebirge, auf dem Jura und auf dem subalpinen Moor bei Kloster Einsiedeln in der Schweiz. *Hypnum turgescens* lebt heute noch auf Spitzbergen, der Bäreninsel, in den Gebirgen Nordskandinaviens und außerdem im Königssee bei Berchtesgaden. *Dryas* und *Salix reticulata* sind in der gesammten circumpolaren Region, in den Alpen, dem Ural und dem Altai verbreitet. In der Glacialzeit wuchsen sie offenbar überall in der Ebene und zogen sich späterhin in die Alpen und nach Norden zurück. Warum aber *Betula nana* und *Hypnum turgescens*, die doch den Fuß der Alpen erreichten, sich in diesem Gebirge nicht weiter verbreitet haben, muß dahingestellt bleiben.

Auf der anderen Seite giebt es noch sehr viele andere Pflanzen, die im Zwischengebiet der Eismassen Relicte hinterlassen haben, die aber, weil sie, als der Rückzug begann, noch nicht über das ganze Gebiet verbreitet waren eben deßhalb nicht beiderseits angesaugt werden konnten. Sie haben sich dann eben bloß nach ihren alten Gebirgswohnsitzen zurückziehen können.

Als sicher arcto-skandinavisch sind da zu erwähnen: *Saxifraga nivalis*, *Rubus Chamaemorus*, *Pedicularis sudetica*, *Dichelyma falcatum*, die, heute nur noch in Skandinavien und

in Nordrußland wachsend, wenn sie gleich die Alpen nicht zu erreichen vermochten, doch bis zum Riesengebirge gelangt sind und sich in dessen Hochlagen bis heute erhalten haben. *Rubus Chamaemorus* hat Relictstationen in Preußen und bei Stolp in Pommern, *Dichelyma falcatum* desgleichen solche in der Ebene Westpreußens. Neben diesen Formen haben die Sudeten wie andere Mittelgebirge natürlich auch von den viel näheren Alpen Florenbestandtheile erhalten, deren Christ[3]) den 7 nordischen gegenüber nicht weniger als 52 zählt.

Relicte rein alpigener Natur auf der anderen Seite bieten beispielsweise die folgenden Pflanzen im Zwischengebiet dar. *Rhododendron ferrugineum* wächst auf Mooren bei Kißlegg in Schwaben, *Pedicularis foliosa* am Hundsrück bei Hohenzollern, *Alnus viridis* bei Passau, *Primula Auricula* auf den Mooren bei München, *Gentiana verna* bei Berlin und bei Gießen. Daß derartige Relicte so vielfach auf Mooren sich finden, schreibt Engler[1]) wohl mit Recht dem Umstand zu, daß sie hier vor dem Aufkommen ihres allergrößten Feindes, der Waldvegetation, geschützt waren. Zum Schluß sei noch bemerkt, daß in dem Bisherigen absichtlich nur die allerprägnantesten Beispiele ausgewählt wurden, die einmal ihrer Herkunft nach ganz zweifellos sind, die ferner in ihren angezogenen Standorten den Verdacht einer Abstammung aus zufälliger Herabschwemmung seitens der Flüsse ausschließen.

Wenn im Bisherigen mit möglichster Ausschließlichkeit von der eiszeitlichen Verbreitung solcher Arten die Rede gewesen ist, die alpigen, oder arcto-skandinavischen Ursprungs sind, so haben wir doch gelegentlich mit *Dryas*, *Salix reticulata* und *Arctostaphylos alpina* eine weitere Speciesgruppe gestreift, deren Herkunft in viel höherem Grade mit Zweifeln behaftet erscheint. Sie umfaßt die sämmtlichen Arten, welche nicht nur in den Alpen, in Skandinavien und der Arctis, sondern auch in den Gebirgen Südsibiriens, zum Theil auch im Ural und Kaukasus gedeihen. Außer den drei erwähnten Gliedern dieser Gruppe mögen beispielsweise noch erwähnt

werden: *Sibbaldia procumbens*, *Empetrum nigrum*, *Primula farinosa*, *Aster alpinus*, *Lloydia serotina*, *Carex atrata*. In der sehr übersichtlichen und bequemen Gliederung bei Jerosch werden sie als das arctisch-altaische Element der Schweizer Alpenflora bezeichnet. Dazu kommt dann noch Jeroschs altaisches Element, welches Südsibiriens Gebirge, den Kaukasus und die Alpen, aber nicht Skandinavien und die Arctis bevölkert. Als Heimath aller Glieder dieser beiden Gruppen hat nun Christ[3]) die südsibirischen Gebirge oder, wie man unter Anwendung des pars pro toto zu sagen pflegt, den Altai angesprochen und läßt er sie von hier entweder direct nach beiden Richtungen oder in die Alpen, mit Beihülfe der Glacialzeit, auf dem Umweg über die Arctis gelangen. Er geht dabei von der Voraussetzung aus, daß die Heimath einer Art mit dem Massencentrum ihrer Verbreitung zusammenfalle, daß man also auf rein statistischen Grundlagen deren Herkunft näher treten könne. Dasselbe Princip auf größere Verwandtschaftskreise, etwa auf Gattungen angewandt, führt dann zu der Annahme, eine solche müsse da entstanden sein, wo sie die größte Zahl beisammenlebender Arten darbietet. Für manche alten Formenkreise, wie z. B. *Saussurea*, mag das mit sehr großer Wahrscheinlichkeit zutreffen; eine derartige Verallgemeinerung dessen ist aber, wie schon Engler[1]) hervorhob und Jerosch[1]) ausführlich darthut, gewiß nicht zulässig. Denn es kann eine Art, wenn sie sich auf die Wanderschaft begiebt, ungeheure Terrains erobern, fast ausschließlich besiedeln und somit dort viel individuenreicher werden als in dem ursprünglichen Heimathland, wofür uns *Salsola Kali* in Amerika und *Silybum Marianum* in Argentinien gute, bereits früher p. 136 u. 137 herangezogene Belege liefern. Auf der anderen Seite giebt die Gattung *Hieracium* ein gutes Beispiel ab, die bekanntlich in Mitteleuropa und in den skandinavischen Bergen eine sinnverwirrende Menge einander sehr nahe stehender, aber vielfach in einzelnen Gebirgen localisirter Sippen entwickelt hat, die demgemäß verhältnißmäßig junger Ent-

stehung sind und nicht vor die Eiszeit zurückdatirt werden dürfen. Auch im Mittelmeergebiet und in der Waldregion der sibirischen Gebirge giebt es *Hieracien*, hier sind es aber verhältnißmäßig wenige und leicht unterscheidbare Arten. Und es spricht gar nichts dafür, daß Mitteleuropa und Skandinavien die ursprüngliche Heimath der Gattung gewesen seien. Dieselbe war vielmehr wahrscheinlich zu Beginn der Glacialperiode über das ganze gemäßigte Eurasien verbreitet und ist nur in bestimmten Partien ihres Verbreitungsgebiets der ausgiebigen Mutation unterlegen, der wir die zahllosen Formen verdanken. Bei Jerosch[1]) wird deßwegen mit Recht genetisches und topographisches Verbreitungscentrum einer Sippe scharf auseinander gehalten und somit ein Fortschritt, den trefflichen Darlegungen Christs gegenüber, erzielt.

Wenn man nun mit Christ die Heimath von *Saussurea*, von *Leontopodium*, vielleicht die aller der Pflanzen des oben besprochenen altaischen Elements in den sibirischen Gebirgen findet, so dürfte das, wie gesagt, um so mehr seine Berechtigung haben, als Wanderungen aus dem ausgedehnteren Areal des Ostens die entgegengesetzten gewiß an Zahl und Ausgiebigkeit weit übertroffen haben werden.

Aber für das arctisch-altaische Element kann Christs Ansicht meines Erachtens nicht mit derselben Sicherheit gestützt werden. Denn wenn Pflanzen wie die oben angezogenen im ganzen Umkreis der Arctis wachsen und auch in den Gebirgen Sibiriens sich finden, so können diese sehr wohl zu den altarctischen, ursprünglich in Grönlands oder Skandinaviens Gebirgen entstandenen und später überallhin verbreiteten Arten gehören, die dann beim Beginn des Austauschs mit den asiatischen Gebirgen secundario modo den Altai erstiegen, die sich ebenso in die mitteleuropäische Ebene ergossen und von da zu den Alpen gelangten. Das ist genau ebensogut möglich als das von Christ postulirte Verhalten und mir für solche Pflanzen, die durch die ganze Arctis verbreitet sind, ungleich wahrscheinlicher. Man vergleiche dazu das p. 156 über die

erste Entstehung der arctischen Flora Gesagte. Zu bestimmten Vorstellungen über das genetische Verbreitungscentrum der einzelnen Arten, über die Wege, die dieselben bei ihren Wanderungen im Detail genommen, reicht das vorhandene Material zur Zeit noch lange nicht hin, und es braucht hier darauf um so weniger eingegangen zu werden, als dergleichen Studien durchaus zur Domäne der speciellen Pflanzengeographie gehören.

Wenn wir sehen, daß auf dem Höhepunkt der Eiszeit eine arcto-alpigene Flora den Ebenenstreifen zwischen den großen Landeismassen Mitteleuropas besiedelte, so entsteht sofort die Frage: wo sind denn die vorher dieses Land besiedelnden alt- und jungtertiären Florenelemente eigentlich hingekommen? Bei insularer Isolirung des Gebietes würden sie wohl großentheils zu Grunde gegangen sein; wie indeß damals die Verhältnisse lagen, konnten sie nach Südwesten und Südosten auswandern, in Gebiete, die in ihren klimatischen Verhältnissen von der Gletscherentwicklung minder beeinflußt waren. Sie schoben sich dabei zwischen die dort lebenden Gewächse ein, drängten dieselben, insofern sie der alttertiären Genossenschaft angehörten, wohl auch weiter nach Süden zurück. Natürlicher Weise räumten sie das Gebiet, während die Glacialpflanzen in dasselbe einzogen, nur successive, ihrer Anpassungsfähigkeit an neue Verhältnisse entsprechend. Und demgemäß mußten, als später die rückläufige Bewegung des Eises begann, die letzt ausgewanderten, die sich noch in größter Nähe befanden, auch zuerst zurückkommen und das Terrain wieder erobern. Sobald also keine Complicationen vorliegen, muß die Wiederbesiedlung eines solchen Glacialgebietes mit Waldgewächsen durch eine regelmäßige Succession einwandernder Genossenschaften die Folge sein. Daß diese dann ihrerseits auf dem neugewonnenen Boden mit einander in Kampf gerathen mußten, ist selbstverständlich.

Skandinavien, isolirt und in der Schlußperiode der Eiszeit vom Gletschermassiv der Alpen in keiner Weise mehr beeinflußt, bietet deßwegen für diese Rückwanderung ein geeignetes Beispiel dar. Und die verschiedenen Arbeiten Blytts,[1][2]) Sernanders[1]) und G. Anderssons,[1][2]) die alle an die bei ihnen citirten, nur dänisch geschriebenen Abhandlungen Steenstrups[1][2]) und Vaupells[1][2]) anknüpfen, geben einen im Allgemeinen genügend geklärten Thatbestand an die Hand. Dieselben fußen in erster Linie und wesentlich auf der eingehenden Untersuchung der dort reichlich entwickelten glacialen Thone und der darüber folgenden mächtigen Torfmoore, die eine successive Schichtenfolge erkennen lassen, in welcher ganz verschiedenartige Florengenossenschaften einander ablösen. In der tiefsten Schicht, zumal auch in dem Glacialthon ist die Flora arctisch, sie bietet *Salix polaris*, *herbacea*, *reticulata*, *Betula nana*, *Oxyria digyna*, *Arctostaphylos alpina*, *Dryas octopetala* dar. Auf sie folgt dann eine Birkenvegetation mit *Betula pubescens*, *Salix Caprea* und *Juniperus*, neben denen sich zunächst und Anfangs auch noch *Dryas* und *Betula nana* erhielten, als Hinweis darauf, daß die Verdrängung einer Flora durch die andere nicht plötzlich und radical, sondern allmählich und für die einzelnen Constituenten mit ungleicher Geschwindigkeit erfolgte. Weiterhin kommen die Schichten mit Kieferresten, *Pinus silvestris*, *Sorbus Aucuparia*, *Rubus Idaeus*, *Rhamnus Frangula*, *Viburnum Opulus* umschließend, denen sich oberwärts noch *Alnus glutinosa*, *Corylus*, *Tilia*, *Crataegus* hinzugesellen. Es folgen Schichten mit *Quercus pedunculata* und *sessiliflora*, außerdem *Acer platanoides*, *Fraxinus*, *Viscum* und *Hedera* bietend. Zu oberst lagern Fichtenreste (*Picea excelsa*, *Alnus incana*) und im äußersten Süden des Landes in Skåne solche mit Buchenblättern (*Fagus silvatica*). Die Einwanderungsstraßen, die alle diese Genossenschaften gehalten haben, waren verschieden; für die Fichte ist nach Andersson[1]) die Einwanderung von Osten, von Finnland her anzunehmen, was A. Schulz[4]) freilich nicht gelten lassen

will, während die übrigen älteren Consortien jedenfalls auf dem Weg von Schleswig über die dänischen Inseln gekommen sein müssen, der ihnen eröffnet wurde, als, in Folge von Niveauänderungen, aus dem arctischen Yoldiameer ein geschlossenes Ostseebecken, der Ancylussee, entstand, welches allmählicher Aussüßung verfiel. Erst später, als der Ancylussee wieder mit der Nordsee verbunden und zum salzigen Litorinameer geworden war, soll die Fichte gekommen sein. Und ähnliche Succession, nur in minder vollständiger Form, in Folge lückenhafter Profile, haben auch die Mooruntersuchungen in Norddeutschland und Dänemark ergeben. Man vergl. Fischer Benzon,[1][2]) C. A. Weber[13][14]) und Steenstrup.[1][2]) Auf die Ansichten der Autoren über die klimatischen Verhältnisse dieser verschiedenen Perioden einzugehen, ist hier nicht der Ort; sie sollen vielfach, allerdings innerhalb ziemlich enger Grenzen, geschwankt haben. Aber es bestehen dießbezüglich große, noch ungeklärte Differenzen zwischen Blytt[1][2]) und Sernander[1]) einer-, Gunnar Andersson[1]) andererseits. Hier mag nur kurz der interessanten Feststellung letzteren Autors[2][3]) gedacht werden, wonach *Corylus Avellana* in Schweden früher viel weiter im Norden lebte als heute. Das wird durch das Vorkommen seiner Nüsse in Mooren und durch einzelne Relictcolonien desselben demonstrirt, die sich an sehr begünstigten Plätzen seines alten, jetzt im Allgemeinen verlassenen Gebietes erhalten haben. Andersson führt das darauf zurück, daß, zu der Zeit seiner größten Verbreitung nach Norden, dem Strauch in Folge localer Einflüsse etwas mehr Wärme und länger dauernde Vegetationsperioden zu Gebote gestanden hätten.

Es ist eine seit langer Zeit bekannte, oben p. 153 bereits erwähnte Thatsache, daß sich in Amerika eine Menge tertiärer, in specie auch alttertiärer Baumarten bis auf den heutigen Tag erhalten haben, die zur Miocänzeit nach Ausweis der Fossilfunde auch in Europa gediehen, jetzt aber aus unserem Continent spurlos verschwunden sind. *Sequoia*

Taxodium, viele Arten von *Acer*, *Juglans*, *Quercus*, *Liquidambar*, *Liriodendron*, *Magnolia* geben genügende Beispiele ab. Auch diese eigenthümliche Differenz der beiderseitigen Floren hat man auf die Consequenzen der Glacialzeit diesseits und jenseits des atlantischen Oceans zurückgeführt. Es ist ja einleuchtend, daß die Verarmung einer gegebenen Flora bei der wiederholten Verlegung ihres Wohnsitzes von einer Gegend zur anderen um so beträchtlicher ausfallen muß, je weiter die Wege sind, die ihre Glieder bei den dazu erforderlichen Wanderungen zurückzulegen haben. In Amerika nun, wo die Hauptgebirgserhebung in nordsüdlicher Richtung verläuft, wo nicht, wie in Mitteleuropa, der vergletscherte Querwall der Alpen dem Rückzug der Pflanzen eine Schranke setzte, konnten die vertriebenen Gewächse geradlinig auf kürzestem Weg gegen Süden entweichen, beim Gletscherrückzug auf eben diesem Weg wieder zurückkommen. In Europa aber lag die Sache anders. Hier wurden die Waldbäume durch die Alpen zum Ausbiegen nach Westen und Osten genöthigt, und den größerer Wärme bedürftigen, alttertiären Arten stand überhaupt nur der südwestliche Weg offen, der sie nach Westfrankreich und weiter gegen das Mittelmeer wies. Und dieser mußte nicht bloß zwei Mal beim Hin- und Rückgang der Arten durchmessen werden; die Interglacialperioden, von denen nachher noch ein paar Worte, mußten noch verschiedene Schwankungen dieser Wanderung vor- und rückwärts verursachen. So war die Gefährdung der betreffenden Typen in Europa eine viel größere als in Nordamerika und viele derselben erloschen unterwegs, ohne die alten Wohnsitze wieder zu erreichen. Dieß alles hat Asa Gray[2]) in meisterhaft schöner Form auseinander gesetzt. Die Scheidung aber in wärmebedürftige, nach Westen wandernde und solche Typen, die gegen Osten hin ausweichen konnten, dürfte wesentlich der sogenannten aralo-caspischen Transgression zur Last zu legen sein, die während der Höhe der Eiszeit, sowie im Beginn des postglacialen Zeitalters bestand.

Denn durch sie wurde sowohl ein Theil der nordrussischen Ebene, als auch die Umgebung von Caspi und Aralsee weithin unter Wasser gesetzt und dieses von Gletschern gespeiste Wasser mußte wohl kalt sein und klimatische Depression veranlassen, die den frühtertiären Pflanzen mit Nothwendigkeit eine Schranke setzte. Man vergleiche das über die arctische und aralo-caspische Transgression bei Frech[1]) und bei Geinitz[2]) p. 52 Gesagte, sowie Karpinski.[1])

Der Parallelismus, der zwischen der Mediterranflora und derjenigen der nördlich der Alpen gelegenen Landschaften besteht, ist seit langem bekannt. Engler[1]) hat mit besonderem Nachdruck darauf hingewiesen, daß wir es in beiden Genossenschaften sehr vielfach mit denselben oder doch mit ganz nahe verwandten Gattungen zu thun haben, die indessen in der einen und der anderen vielfach durch differente vicarirende Species repräsentirt werden. Für die zahlreichen Beispiele mag auf sein Buch verwiesen werden. So kommt es, daß die Mediterranflora, wären nicht die *Agaven* und *Eucalyptus* dort introducirt, auf den Nordeuropäer kaum einen fremdartigen Eindruck machen würde.

Es kann also nicht wohl zweifelhaft sein, daß beide Florengenossenschaften gemeinsamer Wurzel entsprossen sind, daß sie die Nachkommenschaft einer ursprünglich mehr oder weniger einheitlichen Tertiärflora darstellen, die sich vor der Glacialzeit weithin von den Gebirgen Centralasiens bis gegen den westlichen Ocean ausbreitete. Mit den tertiären Waldbäumen wird diese Flora ganz im Allgemeinen von Norden gegen Süden herabgerückt sein; sie wird zahlreiche Bereicherungen an Pflanzen in sich aufgenommen haben, die in den Gebirgen der Region als Endemismen entstanden. Leider können wir uns, wie schon oben p. 147 gesagt, von ihrer ursprünglichen Beschaffenheit, Mangels an Fossilresten niedriger Stauden, nur ein sehr unvollkommenes Bild machen, welches sich eng an den gegenwärtig erhaltenen Thatbestand anlehnen muß.

Immerhin aber wissen wir, daß sie in verschiedenen Theilen ihres Wohngebiets von gewaltigen, mächtig verändernd wirkenden Einflüssen betroffen wurde, die innerhalb derselben Differenzirungen und Wanderungen zur Folge haben mußten. Die uns bekannten derartigen Momente sind einmal im Westen der Eintritt der Eiszeit, ein andermal im Osten das Verschwinden eines centralchinesischen Meeres, welches das Areal der jetzigen Wüste Gobi einnahm. Von den Consequenzen der mitteleuropäischen Eiszeit ist schon früher p. 180 die Rede gewesen; sie nöthigte die Flora zur Auswanderung gegen Südwest und gegen Südost, während gleichzeitig die arctischen Gewächse das von ihr verlassene Areal besiedelten.

Die Entstehung der Wüste Gobi aus dem sie vormals bedeckenden Meer ist nach Richthofen[1]) die Folge der Hebung des Himalaya, an dessen Hängen sich seit der Pliocänzeit die Feuchtigkeit der von Süden kommenden regenbringenden Winde in zunehmendem Maaße condensirte, so daß dem nördlich davon gelegenen centralasiatischen Mittelmeer, dem Han-hai, nur sehr wenig mehr davon zu Gute kam und es nach und nach einschrumpfen mußte.

In Folge davon wurde das Klima in der Umgebung des Han-hai verändert, es wurde trockener und continentaler. Und dieser Proceß, der sich fortdauernd steigerte, ist es offenbar gewesen, der die Gewächse, soweit sie sich nicht halten und zu Steppen- und Wüstenbewohnern anpassen konnten, vernichten, oder zur Auswanderung gegen Westen veranlassen mußte. Wenn wir nun auch über alle diese Veränderungen wenig unterrichtet sind, so hat Engler[1]) doch einigermaßen wahrscheinlich gemacht, daß besagte Wanderungen von Osten nach Westen in der heutigen Pflanzenvertheilung der Mittelmeerländer gewisse erkennbare Spuren hinterlassen haben. Denn es giebt zahlreiche Pflanzen, von denen er eine Liste zusammenstellt, die von Kleinasien, ja von Persien und Afghanistan aus bis zur Balkanhalbinsel, durch Syrien, Nord-

afrika und Sicilien bis nach Spanien verbreitet sind, der italienischen Halbinsel aber fehlen. Solch' eigenthümliche Verbreitung erklärt er aus der Landconfiguration, die damals etwa bestanden haben mag, die Sicilien an Afrika anschloß, während Italien, davon getrennt, als schmale Insel aus dem Meer hervorragte. Er ist der Meinung, daß östliche Pflanzen, von der Umgebung des Han-hai aus, durch das vermuthlich minder continentale Persien und Kleinasien nach der Balkanhalbinsel, daß sie ebenso via Nordafrika nach Spanien wandern konnten, daß aber das Meer ihnen den Übergang nach Italien sperrte. Und zwar nimmt er an, daß alle diese Wanderungen während der Zeit stattfanden, in welcher den betreffenden Pflanzen der directe Übergang auf dem näheren nördlichen Weg durch die Ebenen Rußlands, in Folge der eiszeitlichen arctischen und aralo-caspischen Transgression (vergl. oben p. 183) unmöglich gemacht wurde. So konnten dieselben nur das südmediterrane Landgebiet erreichen.

Als dann die Eiszeit ihr Ende erreichte, mußten sich freilich die Verhältnisse anders gestalten. Die Ebenen Rußlands, vorher nur für arctische Pflanzen passirbar, boten nun, beim Rückgang der Transgressionen, der asiatischen Tertiärflora eine bequeme und directe Einwanderungsroute dar, auf welcher sie massenhaft zur Besiedelung des frei werdenden Terrains nördlich der Alpen einströmte. Aber Hand in Hand mit der klimatischen Änderung in dem östlichen Wohngebiet waren inzwischen in diesem andere Species entwickelt worden, die natürlich Parallelarten zu denen bilden mußten, die im Westgebiet gediehen, sei es, daß sie dieses ursprünglich bewohnt hatten, sei es, daß sie während der Dauer der Eiszeit von Osten her dort eingewandert waren. Solche direct und spät von Osten gekommene Pflanzen sind z. B. *Pulsatilla patens*, *pratensis*, *Isopyrum Thalictroides*, *Ononis hircina*, *Agrimonia pilosa*, nur in Ostpreußen wachsend, *Campanula sibirica*, *Adenophora liliifolia*, bis zur Mark Brandenburg vordringend, und viele andere. Von ihnen hat Gerndt[1]) Listen gegeben;

sie sind an dem Umstand zu erkennen, daß ihr östlicher Verbreitungsbezirk innerhalb des neu erworbenen Gebiets seine Westgrenze aufweist, vergl. auch Löw[1]).

Aber nicht bloß von Osten kamen die Pflanzen nach Mitteleuropa, als die Eisbedeckung zurückging. Auch von Westen her kehrte die geflüchtete Tertiärflora in das früher von ihr verlassene Gebiet zurück, natürlich mehr oder minder weit, nach Maßgabe ihrer klimatischen Empfindlichkeit, vordringend, und sich mit den von Osten gekommenen Elementen mischend. *Pulsatilla vulgaris*, *Helleborus foetidus, Ilex Aquifolium*, *Ulex europaeus*, *Genista anglica*, *Wahlenbergia hederacea, Myrica Gale* sind typische Beispiele; sie erreichen alle im Gebiet ihre Ostgrenze, mehr oder weniger weit in Deutschland vordringend. Ihnen schließen sich *Narthecium ossifragum* und *Primula acaulis* an, ersteres mit einem vorgeschobenen Außenposten in den Ostseeprovinzen, letztere noch in Schleswig-Holstein und Dänemark wachsend. *Erica cinerea* endlich und *Carum verticillatum*, beide in Frankreich häufig, erstere bis Norwegen nordwärts gehend, berühren aber nur an wenigen Punkten deutsches Gebiet. Viele solche Pflanzen, offenbar die empfindlichsten, haben bei der Rückwanderung gegen Norden durchaus den äußersten Westen, die Meeresnähe, gehalten, sie haben sich nur durch Westfrankreich und England verbreitet. Dahin gehören *Meconopsis cambrica*, *Lavatera arborea*, *Erica ciliaris* und *E. vagans*, *Daboecia polifolia*, *Simethis bicolor*, auf Frankreich und Irland beschränkt; *Saxifraga umbrosa*, *Anagallis tenella*; *Lagurus ovatus*, noch auf der Insel Hoedic an der bretonischen Küste, *Isoëtes Duriaei*, auch auf Guernesey vorkommend. *Neotinea intacta* bietet eine sehr merkwürdige Verbreitung. In Griechenland, Nordafrika, Sicilien und an der Riviera vorkommend, erscheint sie plötzlich wieder an einer Stelle in Irland. More.[1]) Und auch *Hymenophyllum Tunbridgense* ist der Westküste Frankreichs, Englands und Schottlands eigen, wennschon es ein

paar auffällige Außenposten seines Vorkommens in Luxemburg und in der sächsischen Schweiz bietet.

Die paar amerikanischen Pflanzen, die genau in gleicher Form an wenigen Punkten von Großbritanniens Westküste auftreten, in Irland und auf Skye, werden wohl kaum als tertiäre Florenreste zu betrachten sein, vielmehr recenter Einschleppung zugeschrieben werden müssen. Dafür sprechen bezüglich des *Sisyrinchium anceps* gewichtige Momente More[1]) und so wird es sich denn auch in den Fällen von *Spiranthes Romanzoffiana* und von *Eriocaulon septangulare* am Ende nicht anders verhalten.

Unter den nach Deutschland auf dem Wege von Osten zurückgekommenen Arten giebt es eine Anzahl, welche in England nicht mehr vorkommen. Als solche mögen nach Engler[1]) I, p. 182 erwähnt sein: *Anemone ranunculoides, Hepatica triloba*, *Corydalis cava*, *Viola mirabilis*, *Genista germanica*, *Potentilla alba* und andere. Engler ist der Ansicht, daß diese Gewächse den Übergang nach England deßhalb nicht mehr bewerkstelligen konnten, weil, als sie in jene Gegend gelangten, der Durchbruch des Canals bereits erfolgt war, so daß nun das Meer ihrer Verbreitung eine Schranke setzte. Und das erscheint ganz plausibel.

Die oben gegebene Darstellung der Beziehungen der Floren Mitteleuropas und des Mediterrangebietes ist ja sehr kurz und skizzenhaft gehalten. Das ist indessen absichtlich geschehen, und zwar um deßwillen, weil hier jeder weitergehende Schritt in ein Gebiet führt, welches von Voraussetzungen und Hypothesen der verschiedensten Art wimmelt. Und da es sich hier doch nur darum handeln kann, ein einigermaßen fundirtes Beispiel für die allgemeinen in Frage kommenden Gesichtspunkte zu gewinnen, so mußte ein weiteres Eingehen durchaus vermieden werden.

Die Sache wird aber noch viel schlimmer, wenn wir die in neuerer Zeit so viel ventilirten und discutirten Fragestellungen bezüglich der Interglacialzeiten, ihrer Dauer, ihrer

klimatischen Verhältnisse und ihres Einflusses auf die Entwicklung des heutigen Florenbildes Mitteleuropas ins Auge fassen. Wir bekommen es da wiederum mit einem Capitel zu thun, welches nach Lage der Dinge durchaus mehr der speciellen Pflanzengeographie Deutschlands und der Schweiz, weniger der hier angestrebten allgemeinen angehört; einem Capitel, dessen geologische Grundlagen trotz der vielen darauf verwandten Arbeit doch noch so verschiedenartige Betrachtungsweisen zulassen, daß alle daran anknüpfenden Schlüsse, wie sie sich z. B. in den verschiedenen Arbeiten von A. Schultz [1—12]) finden, mehr persönliche Überzeugungen einzelner Autoren als begründete Consequenzen aus gegebenen Prämissen darstellen. Man vergleiche die verschiedenen Darstellungen Geikies,[1]) Pencks,[1]) der Berliner Geologen [siehe Hildebrandt[1])], sowie die von Geinitz[1])[2]) und der dort citirten skandinavischen Autoren (Nathorst: Sveriges Geologi, de Geer, Holst). Und bei solchem Stand der Dinge kann es sich auch hier nur darum handeln, einige ganz allgemeine Andeutungen zu geben.

Daß das Vorrücken der großen Landeismassen von Skandinavien her, von den Alpen herab, kein continuirliches, daß es von Rückzugsperioden unterbrochen gewesen ist, auf die erneute Vorstöße folgten, das ist ja für den Alpenrand und für die norddeutsche Ebene, sowie für England unzweifelhaft nachgewiesen. Aber schon bezüglich der Zahl der einzelnen Vorstoß- und Rückzugsperioden, der einzelnen Eis- und Interglacialzeiten gehen die Ansichten der Geologen weit auseinander. In Deutschland besteht die Neigung, die einzelnen Glacialvorstöße ganz scharf von einander zu scheiden und anzunehmen, in jeder Interglacialzeit sei das Eis bis auf verhältnißmäßig geringfügige Gletscher der Gebirgsthäler weggeschwunden. In Folge dessen wird die Bedeutung dieser Rückzugsperioden und ihre Wirkung auf die Vegetation im Allgemeinen hoch bewerthet. In Skandinavien, wo ganz unzweifelhaft interglaciale Ablagerungen bis jetzt überhaupt

noch nicht bekannt sind, steht man neuerdings eben deßhalb auf einem ganz abweichenden Standpunkt. Manche Forscher, wie Holst, nehmen an, daß von Interglacialzeiten dort überhaupt kaum die Rede sein könne, daß das Eis durch die ganze Eiszeit hindurch so ziemlich das ganze Gebiet bedeckt habe. Das scheint denn auch Geinitz'[2]) Ansicht zu sein, die natürlicher Weise die Bedeutung der Interglacialperioden verringert, ihre Selbstständigkeit aufhebt, sie in höherem Grade, als es der gewöhnlichen Ansicht entspricht, als Oscillationen eines einheitlichen Glacialphänomens erscheinen läßt.

Je mehr die Autoren die Selbstständigkeit und die lange Dauer der Interglacialperioden betonen, um so beträchtlicher werden auch die von ihnen angenommenen, diese bedingenden klimatischen Schwankungen. Jeder Interglacialperiode entspricht also klimatische Verbesserung bis zu einem Maximum und nachfolgendes allmähliches Sinken der Temperatur. Dergleichen Veränderungen, sei es in Form von Temperaturerhöhung des Sommers, sei es als Verminderung der Niederschläge, müssen ja stattgehabt haben; ohne Grund ist weder der Vorstoß noch der Rückzug der Gletscher eingetreten. Allein ich kann mich durchaus nicht davon überzeugen, daß dieselben so beträchtlich gewesen seien, wie es vielfach angenommen wird. Denn die Pflanzenlisten, die bis jetzt aus interglacialen Ablagerungen Nord- und Süddeutschlands und der Schweiz aufgestellt werden konnten und die man in sehr übersichtlicher Weise bei C. A. Weber[7])[11]) vereinigt findet, haben dafür wenig Anhaltspunkte gegeben. Ihre Vegetation hat sich im Allgemeinen mit der jetzt lebenden gleichartig erwiesen, soweit sie nicht etwa noch arctisch ist.

Um höhere Interglacialtemperaturen zu begründen, hat man früherhin wohl auf das häufige Vorkommen von *Paradoxocarpus carinatus* und von *Cratopleura* hingewiesen. Allein Keilhack hat nachgewiesen, daß erstere die Frucht von *Stratiotes aloides* ist. Und *Cratopleura* ist durch Weberbauer[1]) als Samen von *Brasenia purpurea* entlarvt worden. Nun ist

aber diese *Nymphaeacee* in Bezug auf das Klima ihres Wohnorts so eurytopisch wie nur irgend möglich; sie gedeiht im tropischen Amerika, in Australien und Westafrika, erträgt aber auf der anderen Seite das Klima des nördlichen Neu-England, Canadas und Neu-Braunschweigs, wo die sie bergenden Gewässer sich im Winter mit meterdickem Eis bedecken. Es ist deßwegen sehr wenig wahrscheinlich, daß sie bei uns in Folge von Klimaverschlechterung ausgestorben sein sollte. Und wenn sie hier einen großen Theil der Eiszeit überdauert hat und dann erst verschwunden ist, so lassen sich die Ursachen dessen ebensowenig angeben, als es thunlich ist, zu sagen, weßwegen *Dulichium spathaceum* erloschen, welches heute nur in Nord-Amerika heimisch, aber neuerdings durch Hartz[1]) in interglacialen Mooren Dänemarks nachgewiesen wurde; warum *Trapa natans* auch noch heutzutage überall in ihrem europäischen Verbreitungsgebiet an Boden verliert [vergl. Schröter[1]) und die dort citirte schwedische Literatur] und vieler Orten, wie in Schweden, wo sie früher gemein, jetzt fast völlig ausgestorben erscheint.

In Frankreich freilich würde die Sache sich etwas anders stellen, im Fall die Altersbestimmung der Tuffe von Moret und la Celle bei Paris wirklich zuverlässig ist. Sie sollen nach Fliche[2]) wie die von Resson der zweiten Interglacialzeit angehört haben. Hier ist das Vorkommen von *Ficus Carica*, *Laurus canariensis* und *Cercis Siliquastrum*, die alle in dortiger Gegend heute vollkommen fehlen, allerdings sehr auffällig. Es scheint mir indessen bedenklich, auf solch' einen isolirten Thatbestand — Resson fehlen die betreffenden Arten völlig — weitgehende Schlüsse zu fundiren.

Sehr wichtig ist der von Geinitz[1]) scharf betonte Hinweis darauf, daß die Ausdrücke „glacial, interglacial, postglacial" in Mitteleuropa bei Leibe nicht in dem Sinn gleichwerthiger und gleichalter Formationen gefaßt werden dürfen, daß es sich dabei, was man leicht nicht genügend berücksichtigt, lediglich um locale Faciesbildungen handelt, die man

besser mit Localnamen bezeichnen würde. „Ein Präglacial in südlichen Gegenden kann also gleich alt sein mit einem Glacial nördlicher Breiten, ein Interglacial im Süden gleich einem Glacial im Norden.“ Danach werden also die an verschiedenen Orten gefundenen Salix polaris- und Dryasfloren Deutschlands, Englands und der Schweiz nicht gleichaltrig sein können. Sie müssen vielmehr verschiedenen Entwicklungsperioden der Eiszeit entstammen. Sie besiedelten offenbar jederzeit das vor den Gletschermassen gelegene, unter dem Einfluß des Schmelzwassers stehende Terrain und konnten eventuell in weiterer Entfernung vom Eisrand von anderen Gewächsen abgelöst werden. Mit dem Eis wurde diese Florenzone, wie auch Nathorst[4]) andeutet, successive nach vor- und rückwärts verschoben. Nur für die Höhezeit der Glacialperiode, für die sogenannte zweite Eiszeit, in welcher das Landeis des Nordens nur etwa 300 Kilometer von dem der Alpen entfernt war, nimmt er eine durchgängige Besiedelung des gesammten Zwischengebietes mit glacialen Pflanzen an. Dieser Zeitraum also müßte es vor allem gewesen sein, in welchem der Austausch der alpigenen und der arctischen Elemente nach Norden und Süden erfolgte. Und neben diesen den Eisrand umsäumenden Gewächsen hätten gleichzeitig die resistentesten Glieder der jungtertiären Genossenschaft, derselben, die wir in Skandinavien an der Glacialflora Stelle rücken sehen, ganz zuletzt auswandernd, und alsbald wiederkehrend, leben können. Ob das im einzelnen Fall Waldbäume oder krautige Pflanzen, wie sie die Steppen characterisiren, gewesen, kann wohl von localen Differenzen abhängig gedacht werden. Wenn das alles zutreffend, was freilich nicht mit Bestimmtheit behauptet werden kann, dann würde das Vegetationsbild der Interglacialperioden im Großen und Ganzen auf den Zustand hinauskommen, der den Ansichten Nehrings[1]) und Krauses[1]) entspricht. Wir hätten zwischen den beiden von arctischen Gewächsen besiedelten Gletscherrandzonen steppenähnliche, von *Arctomys Bobac* und *Alactaga jaculus*

bewohnte Flächen mit trockenem Sommerklima, mit denen an fruchtbaren Stellen, durch edaphische Einflüsse bedingt, Waldgebiete größerer oder geringerer Ausdehnung abwechselten. Und es käme dann der Einfluß der Interglacialschwankungen eigentlich nur darauf hinaus, durch die wiederholten Verschiebungen der Vegetationsconsortien die Complication der Verhältnisse im Einzelnen außerordentlich zu steigern, ohne indessen einen neuen, wesentlich veränderten Zustand herbeizuführen. Deßwegen muß die ganze Reihe der sich hier bietenden Fragestellungen, die bei Jerosch[1]) übersichtlich dargestellt sind, der speciellen Pflanzengeographie überlassen bleiben.

Und das Gleiche gilt von den sogenannten xerothermen Perioden, die die Autoren theils ins Postglacial, theils ins Interglacial verlegen. Ihre Construction fußt hauptsächlich darauf, daß es in Mitteleuropa einige Gegenden giebt, die sich dadurch auszeichnen, daß ihre Flora mancherlei Arten umschließt, die wir sonst nur in wärmeren, südlichen Ländern zu finden gewohnt sind. Es sind das ein Mal die ungarischen Steppengebiete, denen sich im Vegetationscharacter gewisse Partien Niederthüringens und Sachsens, sowie die oberrheinischen Sandfelder anschließen, die ihre reichste Florenentwicklung bei Mainz darbieten. Man vergl. Kerner[2]) und Jännicke.[1]) Und ferner kommt in Betracht die südliche Flora des Wallis, von der früher p. 171 die Rede war, sowie die der savoyischen Thäler, die mehr den Vegetationscharacter des westlichen Mittelmeergebietes an sich tragen. Briquet,[3]) Chodat.[1]) Aus dem Umstand, daß die südlichen Pflanzenarten, deren Zahl übrigens mitunter recht weit gegriffen wird, immer gruppenweise zusammen an ihren Fundorten vorkommen, folgern die Autoren, daß dem nicht zufällige Wind- oder Vogelverschleppung zu Grunde liegen könne, daß die betreffenden Genossenschaften vielmehr Relicte aus einer Zeit darstellen, in welcher sie größere Verbreitung besessen, die ganz allgemein durch wärmeres Klima ausgezeichnet gewesen

sei. Später eingetretene klimatische Änderung habe sie dann auf die wärmsten und sonnigsten Hänge eingeschränkt. Das ist ja an sich möglich, als bewiesen kann ich es indeß noch nicht erachten. Locale günstige Umstände können mancherlei Einwanderungen ermöglicht haben. Auch in den Mares de Roquehaute, vergl. oben p. 134, kommen die südmediterranen Gewächse, gruppenweise vereinigt, als Genossenschaft vor und doch spricht in diesem Fall alles dafür, den Wasservögeln deren Einführung zur Last zu legen. Mit Relicten einer vormals in größerer Ausbreitung vorhanden gewesenen Vegetation wird man es dort gewiß nicht zu thun haben.

VII. Die Inselfloren in ihrer Bedingtheit durch die Hindernisse, welche der Pflanzenverbreitung im Wege stehen.

Es ist schon früher, p. 137, darauf hingewiesen worden, daß ausgedehnte Meeresflächen den Wanderungen der Pflanzen Hindernisse in den Weg legen, in ähnlicher Weise wie das Wallace[1]) für die Thiere, zumal die *Mammalia*, ausgeführt hat. Dieser Gesichtspunkt gewinnt nun die größte Bedeutung, wo es sich um das Verständniß der mannigfaltigen characteristischen Züge handelt, die den Floren der Inseln eigenthümlich sind. Und deßwegen muß, im Anschluß an das oben Gesagte, in diesem letzten Abschnitt noch auf diese Eigenthümlichkeiten und auf deren wahrscheinliche Entstehungsgeschichte eingegangen werden.

Da ist denn darauf aufmerksam zu machen, daß es zweierlei Arten von Inseln giebt. Einmal die oceanischen, die, im Meer weithin zerstreut, sich als einzelne Gebirgsgipfel aus der Tiefe der Oceane erheben. Fast in allen Fällen sind sie vulcanischer Natur, nur die niedrigen Koralleninseln des Pacificum machen eine Ausnahme. Bei diesen sind eben die Sockel, auf welchen die Korallenbauten sich erheben, weil in der Tiefe verborgen, der geologischen Erforschung nicht zugänglich.

Die Künsteninseln [Continentalinseln Wallaces[1])] sind im Gegensatz dazu lediglich Fetzen, Absprenglinge des benachbarten Festlandes, von dem sie nur durch verhältnißmäßig schmale und meist nicht besonders tiefe Meerescanäle geschieden zu sein pflegen. Ob sie der Erosion ihren Ursprung verdanken oder ob sie ihre Entstehung auf Landsenkungen zurückführen, was für den Geologen erheblich, hat für die pflanzengeographische Fragestellung verhältnißmäßig wenig Bedeutung.

Dergleichen Küsteninseln zeigen im Allgemeinen die Florenbeschaffenheit des Festlandes, zu dem sie gehören. Immerhin können gewisse Differenzen merklich werden, dann nämlich, wenn die Meeresscheidung derart ist, daß sie irgendwelchen Einfluß auf die Pflanzenverbreitung ausüben kann. Zumal in solchen Fällen wird sich das geltend machen, in denen die Abreißung vom Festland in Zeitläuften erfolgte, in welchen dieses sich gerade in einer Periode starker Florenwanderung befand, wo dann die neugebildete Insel in Folge ihrer relativen Isolirung bis zu einem gewissen Grade von den Einwanderungen unabhängig wurde. Noch auffallender wird das merklich werden, wenn die Losreißung in so alter Zeit erfolgt war und so ausgiebige Trennung bewirkt hatte, daß die Inselflora, von der des Festlandes wenig beeinflußt, einer ziemlich selbstständigen Weiterentwicklung unterlag. In diesem letzteren Fall, für den das später zu behandelnde Socotra als Beispiel dienen mag, können notorische Küsteninseln sich in ihren floristischen Characteren den oceanischen recht sehr annähern. Inseln der ersten dieser Categorien sind Großbritannien und Irland, auf die oben p. 188 schon exemplificirt worden ist. Es hat Austen[1]) dargelegt, daß beide zusammen bis zur Höhezeit der Glacialperiode, also bis zur zweiten Eiszeit, mit der nordfranzösischen Küste zusammenhingen, daß der Canal erst nachher entstanden ist. Dafür geben die aus Kiefern, Eichen und Fichten bestehenden untermeerischen Waldreste, die sich zu beiden Seiten finden,

ein schönes Zeugniß. Wie oben gesagt, scheint nun die Continuitätstrennung zu einer Zeit erfolgt zu sein, in der eine Anzahl von Osten gekommener postglacialer Einwanderer noch nicht so weit vorgerückt war. Diese sind dann nicht nach England übergegangen. Wie Wallace[1]) gezeigt hat, lassen sich ähnliche Betrachtungen auch an die Säugethierfauna Englands und Irlands anknüpfen.

Wie Großbritannien uns das Beispiel einer typischen Küsteninsel geboten hat, so mag zunächst St. Helena als ein solches einer ausgesprochen oceanischen Insel behandelt werden. Man vergleiche dazu die ausführlichen Darstellungen bei Hemsley[1]) und Mellis.[1]) Ascension, obwohl ähnlich einsam im Meer gelegen, kann seiner allzu ärmlichen Flora halber, die wenig Anhaltspunkte bietet, hier nicht in Betracht kommen. St. Helena, mitten im atlantischen Ocean auftauchend, ist ein felsiges Basaltplateau und liegt 1100 englische Miles von Afrika und 1800 Miles von Südamerika entfernt. Rings um dasselbe sind Meerestiefen von 17000 Fuß erlothet. Als es vor circa 400 Jahren entdeckt wurde, war sein fruchtbares Erdreich überall mit dichten Wäldern bedeckt. Jetzt ist es, insofern nicht fremde Bäume angepflanzt wurden, eine felsige Einöde. In erster Linie ist das der Abholzung seitens der Menschen, vor allem aber der Einführung der Ziegen zu danken, die sich, einmal verwildert, rasch vermehrt hatten. Nur wenige der indigenen Pflanzen sind heute noch einigermaßen reichlich vorhanden, die meisten sind Seltenheiten, die nur noch die höchsten, schwer zugänglichen Felsen des centralen Hochplateaus besiedeln; etliche sind absolut ausgestorben, unter ihnen der hauptsächlichste Waldbaum der Insel, das „Ebony“ (*Melhania melanoxylon*); ferner *Acalypha rubra*, von der J. D. Hooker, als er die Insel berührte, noch ein Exemplar erhielt.

Dank den überaus reichen, im Beginn des 19. Jahrhunderts von Burchell zusammengebrachten Sammlungen, die zu Kew verwahrt werden, kennt man trotzdem die alte Flora ziemlich

genau, wennschon es immerhin möglich, daß einzelne Sippen schon damals ausgestorben waren. Sie war arm und eintönig und bot an Farnen und Blüthenpflanzen zusammen nur 65 Species. Die 38 Blüthenpflanzen erweisen sich alle miteinander als endemisch; von den 27 Farnen haben 12 den gleichen Character, die übrigen wachsen auch anderswo. Wir finden 5 endemische Genera, von denen 3 baumartige *Compositen* (*Petrobium*, *Commidendron*, *Melanodendron*), eine eine *Rhamnacee* (*Nesiota*), die letzte eine *Solanee* ist (*Mellissia begonifolia*). So eigenthümlich nun auch diese Flora ist, oder besser gesagt war, so zeigen doch alle ihre Elemente mehr oder minder ausgesprochene Verwandtschaftsbeziehungen zu Pflanzen continentalen Wohngebietes. Zumeist weisen diese nach Afrika, aber gerade die merkwürdigen Compositengenera, die eben erwähnt wurden, haben ihre Anschlußformen nur auf südamerikanischem Boden.

Der hohe Procentsatz an Farnen, die zahlreichen Endemismen, endemische Genera, die ihre nächsten Verwandten auf verschiedenen, weit von einander entfernten Festländern finden, das sind überhaupt die wesentlichen Charactere der rein oceanischen Inselfloren. Hier und da giebt es in denselben endemische Formen, die so isolirt stehen, daß jede nähere Beziehung zu anderen Typen entfällt, und daß deren Einreihung in irgend welche größere Familiengruppe auf Schwierigkeiten stößt. Das krasseste Beispiel einer solchen Pflanze, die aller Verwandtschaftsbeziehungen mit irgend welchen continentalen Typen entbehrt, ist die nachher noch zu erwähnende *Lactoris Fernandeziana*, von Juan Fernandez. Ihre Beschreibung und Abbildung hat Engler[3]) gegeben.

In gleicher Weise wie der Mangel an Säugethieren, Fröschen und Kröten kann der große Procentsatz an Farnen, der sich in St. Helena findet, dem Beweis dienen, daß Flora und Fauna allmählich eingewandert sind; daß man es nicht, wie man wohl früher annahm, mit dem Rest eines größeren, in die Tiefe versunkenen Continentes zu thun hat. Das hat

Wallace[1]) zuerst in schlagender Weise gezeigt; er hat auch ausgeführt, daß das ein allgemeines Kennzeichen oceanischer Inselbesiedlung sei.

Welche Zufälligkeiten freilich die ursprünglichen Ansiedler, aus denen sich die endemische Flora entwickelt hat, nach und nach und zweifellos im Laufe langer Zeiträume dahin haben gelangen lassen, das läßt sich vielfach im Einzelnen schwer sagen. Aber gerade die Überzahl der Farne weist darauf hin, daß die Windverbreitung dabei eine wichtige Rolle spielte. Wir finden auf St. Helena 15 nicht endemische Farrenarten. Von diesen sind 10 in den Tropen sehr allgemein verbreitet, 3 sind rein afrikanisch, eine rein amerikanisch. Eine einzige, *Asplenium lanceolatum*, ist außer in Afrika auch in Europa zu finden. Es sind also auch in diesem Fall alle umgebenden Continente als Bezugsquellen für die Inselflora betheiligt.

Warum treten nun bei den Farnen die Endemismen, die unter den Blüthenpflanzen absolut vorherrschen, so sehr zurück? Das wird unter Annahme vorwiegender Windbesiedelung einigermaßen verständlich. Denn nicht nur werden die leichten Farrensporen die erste Besiedlung der Insel bewirkt haben, ihre Zufuhr wird auch andauernd sehr viel stärker gewesen sein als die der Blüthenpflanzen; sie wird bis in die Jetztzeit fortgedauert haben. Da werden denn die zuletzt dorthin gelangten Specien noch nicht die Zeit gefunden haben, endemische Formen aus sich heraus zu entwickeln. Vielleicht werden dieselben auch, ihrer außerordentlichen Eurytopie entsprechend, älteren endemischen Arten den Garaus gemacht haben. Das ist deßhalb wahrscheinlich, weil die uralte Farnbesiedlung gewiß einer größeren Anzahl als 12 endemischen Species den Ursprung gegeben haben mußte. Wäre die Insel Krakatau, von deren Wiederbesiedlung nach dem vernichtenden Vulkanausbruch von 1883 wir früher bereits p. 85, 130 geredet haben, wäre sie nicht so nahe bei Sumatra und Java gelegen, so würde sie sicherlich heute nur Halophyten und Farne oder vielleicht

gar nur die letzteren tragen; die Einwanderung anderweiter Elemente würde bei der Kürze der seitdem verflossenen Zeit noch kaum haben Platz greifen können. Und wie Treub[1]) betont hat, ist das ein Bild, welches Ascension als oceanische Insel mit 12 Phanerogamen und 11 Farrenkräutern annähernd heute noch bietet.

Ähnlich isolirt wie St. Helena liegen die Sandwich-Inseln. Sie sind 2350 Miles von Amerika, 2190 Miles von Tahiti und ungefähr ebenso weit von den Marquesas-Inseln entfernt. Aber sie bieten eine viel größere Ausdehnung als St. Helena und tragen bis zu 14000′ ansteigende Vulkanberge. Dementsprechend ist ihre Flora viel reicher als die St. Helenas. Hillebrandt[1]) zählt 999 Species, von denen 139 sicher durch den Menschen introducirt, 155 Farne, die übrigen 705 Blüthenpflanzen sind. Von letzteren sind 653 Arten endemisch, ihre Verwandtschaftsbeziehungen weisen theils nach Amerika, theils nach Australien und Neu-Seeland. Das amerikanische Element wiegt aber vor; ihm gehören gerade die allercharacteristischsten Endemismen der Inseln, die baumartigen *Compositen* (*Hesperomannia*) und *Lobeliaceen* (*Rollandia*, *Delissea*, *Cyanea*, *Clermontia*, *Brighamia*) an. Auch hier spricht alles dafür, daß sich die Endemismen im Laufe der Zeit in loco hervorgebildet haben. Eine ausführliche Discussion der Besiedlungsmöglichkeiten dieser Inselgruppe ist bei Engler[1]) II, p. 104 seq. zu finden.

Nahe dem Festland Chiles, nur etwa 400 Miles davon entfernt, ist die Inselgruppe von Juan Fernandez gelegen, aus 3 Inseln: Mas a tierra, Mas a fuera und Goat Island gebildet. Wenn trotzdem ihre Flora einen ausgesprochen oceanischen Character trägt, so rührt das offenbar daher, daß zwischen den Inseln und dem Festland hindurch der kalte, antarctisches Wasser führende Perustrom gegen Norden fließt, und daß außerdem vom Pacificum wehende Westwinde vorherrschen. Das sind jedenfalls Umstände, die den Pflanzenbezug vom Festland her erschweren.

Die Flora der Juan Fernandez-Gruppe hat eine neue eingehende Bearbeitung von Seiten Johows[1]) erfahren. Sie ist, wie nach der Lage der Inseln nicht anders zu erwarten, wesentlich amerikanischer Abstammung. Denn unter den 143 wirklich einheimischen Arten, die Johow zählt, sind nur 3, die auf dem Continent keine Verwandten haben und vielmehr auf Besiedlung vom pacifischen Florengebiet her hinweisen. Es sind das: 1. Der berühmte Sandelholzbaum der Inseln, *Santalum Fernandezianum*, den man, bis er von Johow lebend aufgefunden wurde, für gänzlich ausgerottet gehalten hatte. Er ist mit verschiedenen *Santalum*arten Ostindiens und Polynesiens nahe verwandt; 2. *Coprosma triflora*, auf Herkunft aus Neu-Seeland und den umliegenden Inseln hinweisend, und 3. *Dicksonia Berteroana*, deren nächste Verwandten die Fidschi-Inseln bewohnen. 42 Farne bilden ähnlich wie in St. Helena einen sehr hohen Procentsatz der Gesammtflora. Ebenso sind, wie auf andern oceanischen Inseln, zahlreiche Endemismen zu verzeichnen, nach Johow 69 an Zahl. Und unter diesen sind sehr isolirt stehende Formen, wie die oben angeführte *Lactoris Fernandeziana*, wie das merkwürdige monotype, einem uralten jurassischen Typus angehörige Baumfarn *Thyrsopteris*. Die einzige vorhandene Palme *Juania australis* schließt sich zunächst an die südamerikanische Gattung *Ceroxylon* an.

Eine ganz besondere Berühmtheit hat durch Hookers[3]) Untersuchung der durch Darwin von dort gebrachten Herbarmaterialien der Archipel der Galapagos erlangt. Die Inseln liegen im Pacificum, der südamerikanischen Küste nahe, 600 Miles von Peru, 700 Miles von Veragua am Isthmus von Panama entfernt, wobei zu bemerken, daß die letztere Distanz noch durch die kleine Cocosinsel unterbrochen wird. Unter diesen Umständen ist die Zahl ihrer Endemismen von auffallender Größe. Es ist aber nicht zu verwundern, daß diese alle amerikanischer Verwandtschaft sind und speciell nach Centralamerika hinweisen. Denn die großen Meeresströmungen, die von Mexico einer-, von Chile andererseits längs der Küste

gegen Süden und Norden herlaufen, biegen gerade in der Breite der Inselgruppe von der Küste ab und verlaufen, diese bespülend, ins Pacificum hinaus. Und die vorherrschenden Winde kommen von Osten und können demgemäß Samen von Amerika her verfrachten. Bei alledem besitzt der Archipel doch eine *Compositen*gattung (*Lipochaeta*), die dem amerikanischen Continent fehlt, und nur noch von den Sandwich-Inseln bekannt ist.

Die geringe Zahl der Farne, die dort wachsen, ist leicht aus der Trockenheit des herrschenden Klimas zu erklären. Robinson[1]) zählt 499 Gefäßpflanzen, von welchen 205 endemisch sind. Und dazu kommen noch 34 endemische Varietäten und Formen, von denen nachher noch zu reden sein wird. Von den 52 Farnen sind nur 3 endemisch.

Es weisen nun aber diese Galapagos noch eine floristische Eigenthümlichkeit auf, deren befriedigende Erklärung die größten Schwierigkeiten bereitet. Das ist die sonderbare Vertheilung der Endemismen innerhalb der Gruppe. Jede endemische Art nämlich kommt in der Regel nur auf einer oder ein paar wenigen Inseln vor und wird auf den anderen von differenten, aber nahe verwandten Species derselben Gattung vertreten. Von der *Compositen*gattung *Scalesia* z. B. hat fast jede Insel ihre eigene Art. Und die dem Archipel eigenthümliche *Euphorbia viminea* existirt dort in 8 oder 9 distincten Varietäten, deren jede auf eine Insel beschränkt erscheint. Dazu kommt dann noch der Umstand, daß nicht etwa die einander benachbarten Inseln floristisch am meisten übereinstimmen, daß im Gegentheil die möglichst von einander entfernten Albemarle und Chatham z. B. viel mehr Übereinstimmung zeigen, als jede derselben mit dem dazwischen gelegenen Indefatigable. Die Gründe dieses sonderbaren Verhaltens hat sich Robinson in folgender Weise zurecht zu legen versucht. Er nimmt an, die Samen der gemeinsamen Muttersippe jeder solchen Species- oder Varietätengruppe seien zu verschiedenen Malen, aber in sehr langen Intervallen nach

den Inseln gelangt. Der erste gekommene Samen habe die betreffende Insel zunächst an allen der Art zusagenden Standorten besetzt; bei der Ankunft des nächsten sei die Progenies des ersten in ihrer insularen Anpassung schon so weit fortgeschritten gewesen, daß der neue Ankömmling nicht mehr festen Fuß fassen konnte oder wenigstens durch Kreuzung in Bälde in der einheimischen Raçe aufging. In solcher Weise hätten sich nun auf verschiedenen Inseln in Folge zufälliger Sameneinfuhr differente Raçen hervorbilden können, zwischen denen gegenseitiger Austausch ausgeschlossen gewesen wäre. Um endlich die Praemisse der ganzen Anschauung, das seltene Fußfassen der Art vom Festland her und von Insel zu Insel zu stützen, bezieht sich Robinson auf die dürre und öde Beschaffenheit der Küsten auf den Galapagos, an welchen ankommenden Samen nur selten Gelegenheit zum Aufkommen zu Theil werden könne.

Es giebt nun in der Nähe der pacifischen Küste Mexicos eine Inselgruppe, die der Vegetation ganz ähnliche Bedingungen wie die Galapagos darbietet. Das sind die etwa in der Breite der Stadt Mexico gelegenen Revilla Gigedo- oder Socorroinseln. Von der Küste kaum 400 Miles entfernt, sind sie von ihr durch Meerestiefen von 2800 m geschieden. Ein südwärts gerichteter, zwischen ihnen und dem Festland verlaufender Meeresstrom trägt zu ihrer Isolirung das Seinige bei. Über ihre Flora war bis vor kurzem absolut nichts bekannt. Erst ganz neuerdings sind gelegentlich eines flüchtigen Besuches derselben einige wenige Pflanzen gesammelt worden, deren Liste Brandegee[1]) gegeben hat. Eingehenderes Studium ihrer Flora wäre aber eine um so dankbarere Aufgabe, als man schon a priori, im Fall Robinsons Vorstellungen über die Besiedlungsweise der Galapagos zutreffen, hier analoge Verhältnisse vorzufinden erwarten müßte. Und es scheint sich das nach dem wenigen bekannt gewordenen in der That so zu verhalten. *Euphorbia Anthonyi* und *E. Clarionensis* z. B. sind nächstverwandte endemische Species, von denen

die erstere nur auf San Benedicto, die andere nur auf Clarion und Socorro gefunden wurde. Und auch das Clarion eigene *Teucrium Townsendi* wird auf Socorro durch eine andere nahe stehende, aber nicht genauer beschriebene Form vertreten.

Ein höchst interessantes insulares Florengebiet stellen die Inselgruppen dar, die Webb und Berthelot[1]) als die makaronesischen zusammenfaßten. Es sind das im engeren Sinn, und wenn wir von den Capverden absehen, die Açores, westlich von Portugal gelegen und in 3 getrennte Gruppen zerfallend. Die der Küste nächste derselben, São Miguel und Sta. Maria umfassend, liegt ca. 700 Miles vom Festland entfernt; 90 Miles weiter westlich folgt die mittlere, aus Fayal, Pico, St. Jorge, Graciosa, Terceira gebildet; und weitere 120 Miles gegen Westen folgen Flores und Corvo, diese letzteren nicht weit von der Hälfte des Weges nach Amerika gelegen. Sie sind alle vulkanisch und rings von großen oceanischen Tiefen umgeben.

Ferner die Madeiragruppe, ungefähr gleichweit (1125 km) von Lissabon und von den Açores entfernt, nur durch 545 km von der afrikanischen Küste geschieden, besteht aus den Inseln Madeira, Porto Santo und den winzigen 3 Desiertas. Endlich die Canaren, eine schräge, ostwestlich gerichtete Reihe bildend, von deren östlichsten Gliedern Fuertaventura und Lanzerote die afrikanische Küste nur 70 Miles entfernt liegt. Von Madeira durch oceanische Tiefe geschieden, stehen alle Canaren auf einem mit Afrikas Küste verbundenen Plateau, welches indessen tief liegt und von der 1000 Fadenlinie umgrenzt wird. Floristisch zerfallen sie in 2 Gruppen, deren östliche Lanzerote und Fuertaventura bilden, indeß Gran Canaria, Tenerife, Gomera, Palma, Hierro der westlichen zufallen.

Für die Canaren ergab die Zählung Sauers[1]) 1296 Gefäßpflanzen. Von diesen bleiben, Christs[4]) Angaben zu Folge, nach Abzug der gewiß neuerdings introducirten Gewächse nur 806 übrig, von denen 414 Gesammtmakaronesien eigen-

thümliche Endemismen darstellen. Grisebach[1]) hatte seiner Zeit nur 333 solche Endemismen erhalten, von denen sich 64 auch auf Madeira oder den Açores finden. Alle diese Zahlen sind nur approximativ, der verschiedenartigen Bewerthung der Sippen seitens der Autoren halber, und weil in neuester Zeit noch mancherlei Neues hinzukam. Bei einer sehr wünschenswerthen Wiederaufnahme der floristischen Bearbeitung werden sie sich sicher etwas anders stellen, was aber das Gesammtbild nicht weiter beeinträchtigen kann. Madeira bietet nach Cossons[1]) ausgesprochener Maßen nicht ganz vollständiger Zählung 696 einheimische Gefäßpflanzen, von denen 106 der Gruppe eignen, 58 auch sonst noch in Makaronesien vorkommen. Den Açores eignen nach Watson[1]) 478 Species, eine Zahl, die Trelease[1]) neuerdings kaum erhöht hat. Endemisch-azorisch sind von ihnen 40, auf Makaronesien beschränkt 36. Die Vertheilung der Arten auf die einzelnen Inseln, die alle ihre speciellen Endemismen besitzen, und die, je weiter vom Continent entfernt, um so reicher an solchen werden, kann hier nicht im Einzelnen besprochen werden. Dafür mag auf die Originalarbeiten verwiesen sein.

Forscht man nun nach der geographischen Verbreitung der makaronesischen Arten und der ihrer nächsten Verwandten, die sich anderswo finden, so ergiebt sich ein merkwürdiges Gemenge differenter Florenelemente. Christ[4]) hat neuerdings den Versuch gemacht, die makaronesische Flora nach solchen Gesichtspunkten in ihre Elemente zu zerlegen. Man kann da also unterscheiden: 1. Das südafrikanische Element, welches, auf den Canaren am stärksten vertreten, auf den nördlicheren Inselgruppen zurücktritt. Von canarischen Arten gehören unter anderen dahin: *Dracaena Draco*, *Euphorbia canariensis*, *Plocama*, *Campylanthus*, *Lyperia*, *Phyllis Nobla*, *Bencomia*, *Myrsine*, *Ceropegia*, *Oreodaphne foetens*, *Scilla Berthelotii*, diese auch auf dem Götterberg Kameruns wachsend. Madeira hat aus dieser Gruppe *Phyllis*, *Myrsine*, *Sideroxylon Mermulana*, die Açores wohl nur *Myrsine retusa*.

2. Das indische (paläotropische) Element, auf den Canaren reichlich vertreten durch *Visnea Mocanera*, *Bosea Yervamora*, *Phoebe Barbusana*, *Myrica Faya*, *Athyrium umbrosum* u. a., auf Madeira noch in einzelnen Formen vorkommend, fehlt den Açores so gut wie gänzlich und ist hier nur noch durch *Myrica Faya* repräsentirt, die übrigens auch auf den Gebirgen der Südwestecke Portugals wächst.

3. Das amerikanische Element, den Canaren und Madeira nicht ganz fehlend, ist indessen auf den Açores am reichsten vertreten. Von azorischen Gewächsen gehören dahin: 2 *Habenarien*, 3 *Vaccinien*, *Solidago azorica*, *Hypericum foliosum* und mehrere *Carices*. Madeira hat davon *Clethra arborea* und eines der azorischen *Vaccinien* (*V. madeirense*). Die Canaren bieten aus dieser Gruppe u. a.: *Pinus Canariensis*, *Drusa oppositifolia*, *Habenaria tridactylites*. *Bystropogon* wächst auf den Canaren in mehreren Arten, andere sind auf Madeira zu finden. Auch *Cedronella* ist beiden Inselgebieten gemeinsam.

4. Endlich das mediterrane Element, wesentlich aus Verwandten gemeiner Mediterranpflanzen bestehend, bildet überall die Hauptmasse, den Grundstock der Vegetation. Es bietet vielfach Artengruppen baum- oder strauchartiger Ausbildung, wie z. B. *Rumex Lunaria*, *Sonchus arboreus*, *Isoplexis Sceptrum*, die canarischen *Crassulaceen*, die azorische *Campanula Vidalii*. Ausführliche Angaben über diese Eigenthümlichkeit der makaronesischen Flora finden sich bei Christ.[4])

Um das Zusammenvorkommen rein paläotropischer und afrikanischer Sippen mit solchen ausschließlich amerikanischer Verwandtschaft verständlich zu machen, hat man früherhin zu der Annahme eines großen Festlandes, der Atlantis, gegriffen, welches sich von Afrika bis Amerika erstreckt haben sollte. Die makaronesischen Inselgruppen sollten Reste desselben sein. Heer[3]) war es, der diese Ansicht aufgestellt und nach Möglichkeit zu stützen versucht hat; vergl. auch Heer und Gaudin.[1])

Aber sie ist heute gänzlich überwunden, einmal, weil die großen oceanischen Tiefen, die sich da finden, wo die Atlantis gelegen haben sollte, nicht den geringsten bezüglichen geologischen Anhaltspunkt gewähren, und dann, weil man sich überzeugte, daß zum Verständniß der Florenmischung unserer Inseln so gewaltsame Annahmen durchaus nicht nöthig sind. Denn es können offenbar die Vorfahren aller der in Rede stehenden Pflanzen aus ihrer nördlichen Urheimath im Miocän oder Pliocän einmal in Amerika, ein ander Mal durch Europa und Nordafrika bis zu den Canaren herabgewandert sein. Wir haben es dann in ihnen einfach mit sehr alten Gliedern der großen tertiären Genossenschaft zu thun. Wenn dann diese Typen auf dem durchwanderten Gebiet der östlichen Halbkugel ausstarben, so blieben unsere makaronesischen Arten als letzte Relicte dieser nordsüdwärts gerichteten Wanderung übrig. Dafür, daß der amerikanische Bestandtheil der Flora auf diesem Weg, daß er nicht über eine hypothetische Atlantis gekommen, haben wir Andeutungen in der Verbreitung von *Bowlesia*, die neuerdings durch Cossons eingeborene Sammler auch im hohen maroccanischen Atlas gefunden worden ist.

Was den afrikanischen Bestandtheil unserer Flora anbelangt, so möchte Engler, in Anlehnung an Wallaces[1]) wesentlich zoologisch begründete Darstellung, in ihm den allerältesten Bevölkerungsrest der Inseln sehen, der freilich auf Lanzerote und Fuertaventura in ganz recenter Zeit wieder einen Zuwachs an saharischen Elementen erfahren hat. Daß dieser Florenbestandtheil sehr alterthümlich, daß er, früher in Afrika allgemeiner verbreitet, allmählich durch das paläotropische Element gegen Süden nach der Capregion zurückgedrängt worden ist, wird kaum zu bestreiten sein. Innerhalb des tropischen Gebietes finden sich freilich auch noch Reste desselben, aber nur auf hohen Gebirgen, wie in Kamerun, wo *Scilla Berthelotii* gedeiht, in Abyssinien, am Kilima-Ndjaro, oder auf seit sehr alter Zeit isolirten Inselgebieten, wie Madagascar und Socotra. In dieser Richtung sind die gemeinsamen Züge von besonderem

Interesse, die, wie Balfour[1]) und Christ[4]) hervorgehoben haben, zwischen der canarischen und der socotranischen Flora bestehen, obschon beide durch die ganze Breite des Continents von einander geschieden werden. Man darf nur an *Dracaena Cinnabari* Socotras denken, die der canarischen *D. Draco* überaus nahe steht.

Daß das mediterrane Element als letztgekommenes und zahlreichstes den Weg aus Europa über Afrikas Nordrand genommen, ist nahezu selbstverständlich. Aber auch das ältere paläotropische dürfte zum Theil wenigstens diese Route gehalten haben, wofür man etwa das häufige Vorkommen des Fayal (*Myrica Faya*) in den Gebirgen Algarves anführen könnte. Desgleichen hat *Sideroxylon Mermulana* einen nahe verwandten Paralleltypus in der *Argania Sideroxylon* Maroccos. Viel weitere bezügliche Aufklärung werden wir zweifellos erhalten, wenn die Flora der Gebirge Maroccos einmal genauer bekannt geworden sein wird.

Die Bermudasgruppe liegt im atlantischen Ocean zwischen Nordafrika und Amerika, dem letzteren näher, aber doch etwa 700 Miles von seiner Küste entfernt, ungefähr der Breite von Charleston (South Carolina) entsprechend. Bei solcher Isolirung sollte man nun eigentlich eine oceanische Flora mit zahlreichen Endemismen erwarten. Es verhält sich damit indessen anders. Von den 326 dort gesammelten Pflanzen sind nach Hemsley[1]) nur etwa 144 als wirklich einheimisch anzusehen, alle übrigen dürften durch den Menschen introducirt worden sein. Von diesen 144 gehören 136 der Flora der südlichen atlantischen Staaten oder der Bahama-Inseln an, und auch von den nur 8 Endemismen haben 7 ebendort ihre allernächsten Verwandten. Nur eine Species erübrigt, *Carex bermudensis* nämlich, die, rein oceanisch, keinerlei Beziehungen zu Nord-Amerika bietet. Und merkwürdiger Weise giebt es nur eine nähere Verwandte dieser Carex, *C. praealta*, die auf dem weit entlegenen St. Helena endemisch ist. Wahrscheinlich ist *C. bermudensis* heute völlig ausgestorben, denn man

kennt von ihr nur ein einziges unvollständiges Exemplar, welches, 1699 von Dickinson in Bermuda gesammelt, jetzt in British Museum verwahrt wird. Obgleich vielfach nach dieser Pflanze gefahndet wurde, hat sie sich doch in keiner der neueren, dort zusammengebrachten Collectionen wieder gefunden.

Man wird sich diesen eigenthümlichen Thatbestand vielleicht in folgender Weise erklären können. Die Inseln bestehen aus Korallenkalk und besetzen eine beschränkte, untermeerische Erhebung, die ganz isolirt ist und rings von großen Tiefen umgeben wird. Ob besagte Untiefe, wie zu vermuthen, vulkanischen Ursprungs, ist natürlicher Weise unbekannt. Die *Carex* deutet nun darauf hin, daß dieser jetzt untergetauchte Gebirgsstock früherhin als oceanische Insel oder Inselgruppe hervorgeragt habe und später mit seinem Pflanzenkleid versunken sei. Sie erweckt ferner die Vermuthung, daß mit ihr eine Flora endemischen Characters verloren gegangen sein werde, von der sich vielleicht ein Rest auf den letzten, die Meeresfläche überragenden Bergkuppen länger erhalten konnte. Zu diesen Überbleibseln, von denen eines oder das andere vielleicht befähigt war, auf die neuen auftauchenden Korallenriffe überzugehen, dürfte die *Carex* gehört haben. Ihnen mußten dann später natürlich die sich ansiedelnden amerikanischen Typen, weil besser angepaßt, allmählich den Garaus machen. Und als letzte Seltenheit mag *Carex bermudensis* erübrigt haben, die endlich auch den Introductionen von Seiten des Menschen zum Opfer gefallen sein wird.

Das alles sind ja freilich bloße Vermuthungen, denen indeß eine gewisse Wahrscheinlichkeit nicht wird abgesprochen werden können. Denn ganz analoges Verhalten liegt thatsächlich und nachweisbar bei den kleinen polynesischen Inseln vor, die den höchsten Bergspitzen größerer untergetauchter Landgebiete entsprechen. Soweit diese nämlich nur mittelst der aufgesetzten Korallenbauten die Oberfläche erreichen, ist ihre Flora monoton, ärmlich und nur aus tropisch-ubiquistischen Litoralpflanzen zusammengesetzt. Jouan.[1])

Aber überall, wo sie nicht gänzlich untergesunken sind und noch als Bergkuppen den Meeresspiegel überragen, da haben sie ihr altes Florenkleid, wenigstens theilweise, erhalten und weisen dann gewöhnlich mancherlei, mitunter sogar recht zahlreiche Endemismen auf. Als Beispiele dieser Art, für deren Flora wir sorgfältige Zusammenstellungen haben, mag verwiesen werden auf die Carolinen, Volkens,[1]) die Fidji, Seemann,[1]) die Samoagruppe, Reinecke,[1]) die Tonga-Inseln, Hemsley,[2]) die Freundschaftsinseln, Drake del Castillo[1])[2]) und endlich auf Rarotonga, Cheeseman.[1])

Eine Küsteninsel uralter Isolirung und eigenartiger Weiterentwicklung ihrer Flora, die sich in dieser Hinsicht wie eine oceanische verhält, ist vor allen Socotra, über die wir durch Balfour[1]) genau unterrichtet sind. Sie liegt gerade vor dem Cap Guardafui und man sieht ihre Berge vom Schiffe auf der Reise nach Indien. Der Canal zwischen ihr und dem Somaliland hat nur 140 Miles Breite und 500 Faden Tiefe; 500 Miles trennen sie von Aden. Sie erhebt sich mit ein Paar kleineren Inseln auf einem submarinen Sockel, den man in 200 Faden Tiefe erlothet, und stellt ein welliges Kalkplateau von 1000′ engl. Höhe dar, aus dem sich indeß granitische Bergrücken bis 4000′ erheben. Von den 565 bekannten, wirklich einheimischen Species, deren Verwandtschaft zumeist nach Afrika, theilweise auch nach Asien hinweist, sind nicht weniger als 206 endemisch und diese sind öfters sehr eigenthümlich und auffallend. Das gilt z. B. für die schon oben p. 207 erwähnte *Dracaena Cinnabari*, für *Punica Protopunica*, die mit unserm Granatbaum sicher aus gleicher Wurzel entsprungen ist, für *Wellstedia Socotrana* endlich, die in keiner bekannten Familie sicher unterbringbar, einigermaßen zwischen Boragineen und Verbenaceen schwanken mag.

Ganz ähnliches Verhalten wie Socotra, nur in viel größerem Maaßstab, bietet endlich Madagascar, von dem wir leider noch keine Flora besitzen, so daß man sich wesentlich auf dasjenige stützen muß, was Baker[1]) und Baron[1]) in

sehr interessanten Abhandlungen geboten haben. Und da die oceanischen Inselgruppen der Seychellen und Amiranten, sowie der Mascarenen mit Madagascar in unzweifelhafter unmittelbarer Beziehung stehen, so werden sie erst hier und im Anschluß an dieses erwähnt.

Die große Insel, die man füglich als einen kleinen Continent bezeichnen kann, besteht wesentlich aus einem Plateau von 3000—5000 engl. Fuß Höhe, an dessen Ostseite sich Basalt- und Granitberge bis zu 8000 engl. Fuß erheben. Dieses Plateau fällt gegen Osten ziemlich steil zur Küste ab, der die 1000. Fadenlinie ganz nahe parallel läuft. Gegen Westen ist der Abfall allmählicher, hier finden sich also die größeren Flüsse des Landes. Die Küstenebene ist hier ziemlich breit. Der anstoßende Canal von Mozambique ist nirgendwo mehr als 500 Faden tief, sein Grund stellt also einen Verbindungssockel nach dem afrikanischen Festland dar.

Baron zählt in Madagascar 4100 einheimische Species, von denen etwa 3000 endemisch sind; Zahlen, die sich sicher bei genauerer Durchforschung noch beträchtlich erhöhen werden. Wir haben hier den seltenen Fall einer ganzen Familie, der Chlaenaceae, die beinahe völlig endemisch scheint. Noch vor wenigen Jahren galt sie für absolut auf Madagascar beschränkt, doch hat man jetzt 2 ihrer Arten auf dem gegenüber gelegenen Theil des afrikanischen Festlandes gefunden, Baker,[1]) welches überhaupt, weil sehr unvollständig bekannt, uns noch mancherlei Überraschungen bringen kann.

Das Küstengebiet beherbergt eine tropische Waldvegetation, die aber auf der West- und der Ostseite wesentlich verschieden ausfällt. Nach Baron giebt es im Osten 1526 einheimische Arten, von denen 1108 dort allein sich finden. Der Westen bietet 1008 Species, deren 706 nur ihm eigen sind. Im schroffsten Gegensatz zu diesen tropischen, waldreichen Gebieten steht die Vegetation des centralen Hochlandes. Bäume und Sträucher sind hier spärlich, an ihrer

Stelle erscheinen weite, wellige Hochflächen, vielfach moorartigen Characters, die eine bräunliche Grasvegetation tragen. Von den 1236 Arten, die sie beherbergt, sind ihr 872 allein zugehörig.

Mit den oceanischen Inseln hat Madagascar die große Zahl der Endemismen gemein. Wir haben es aber hier trotzdem nicht mit einer eigentlichen Inselflora, vielmehr mit einer continentalen zu thun, die sich in Folge sehr früher Abtrennung vom Festland selbstständig und eigenartig weiter bilden konnte. Das zeigt sich einmal darin, daß alle großen Familiengruppen in überreicher Artenzahl vertreten sind, und ferner in dem Procentsatz der Farne, von denen nur 318, d. h. 7,8 %, vorkommen. Ein solches Verhältniß steht in genauem Gegensatz zu dem sonst von oceanischen Inseln bekannten. Schon Wallace[1]) hat die Continentalnatur Madagascars, von der Thierverbreitung ausgehend, aufs bestimmteste hervorgehoben.

Sieht man nun zu, wohin die Verwandtschaftsbeziehungen der madagassischen Flora weisen, so fällt zunächst eine Anlehnung der Hochlandsflora an die der afrikanischen Gebirge und die des Caplandes ins Auge. Als Belege hierfür hat Baron die Verbreitung von *Viola abyssinica* und von *Geranium simense* herangezogen, die auf den Ankaratrabergen Madagascars, in Abyssinien, am Kamerunpik, auf Fernando Po und am Kilima-Ndjaro gleichmäßig vorkommen. *Sanicula europaea* hat Central-Madagascar mit dem Capland, Kamerun, Fernando Po, Abyssinien und Europa gemein. Mehrere andere Beispiele hat Engler[1]) II, p. 288 gegeben.

Auch der tropische Antheil der Flora verweist in erster Linie auf die gegenüberliegende afrikanische Küste, und zwar ist diese Beziehung besonders für Westmadagascar deutlich. Im Osten treten viele Elemente indischer Verwandtschaft hinzu. Das Verständniß der Herkunft der afrikanischen Typen macht keine Schwierigkeit. Aber auch die Erklärung der Einwanderung der indischen Elemente nöthigt, wie Wallace zeigte, keineswegs zur Annahme eines hypothetischen, sich quer über

die großen Tiefen des indischen Oceans erstreckenden Continentes, einer „Lemuria“. Sie läßt sich verstehen, wenn man zwischen Madagascar und Indien die frühere Existenz einer Anzahl größerer Inseln annimmt, die als Übergangsstationen dienen konnten und von denen wir die Reste in den Mascarenen und Seychellen, im Chagos Archipel und den Malediven vorfinden, von denen die letzteren sogar auf gemeinsamem Sockel mit dem Festland Indiens stehen. Zu solcher Annahme stimmt auch die floristische Eigenthümlichkeit der Mascarenen und Seychellen ganz gut.

Wie zu erwarten, bieten nämlich beide Inselgruppen viel Übereinstimmung mit Madagascar, nur ist ein viel stärkerer Einschlag an indischen Typen zu bemerken. Außerdem tritt ihr mehr oceanischer Character in dem Reichthum an Farnen hervor. Leider fehlt es uns an einer Flora von Bourbon. Von Mauritius giebt es eine solche. Baker.[2]) Da aber von den ursprünglichen Wäldern der Insel sich nur spärliche Reste erhalten haben, alles Andere der Zuckerrohrcultur zum Opfer gefallen ist, wird sie kaum ein vollzähliges Bild der ursprünglichen Vegetation derselben gewähren. Baker giebt für Mauritius, Rodriguez und die Seychellen 1058 einheimische Gefäßpflanzen an, von welchen 168 zu den Farnen gehören. Von ihnen entfallen auf Mauritius 869, auf Rodriguez 202, auf die Seychellen 338. Und von den 1058 Species sind 304 endemisch, 232 dem mascarenisch-madagassischen Florengebiet gemeinsam, aber sonst nirgends vorhanden. Allein den Seychellen kommen 60 Endemismen, darunter die berühmte Lodoicea Seychellarum zu. Rodriguez hat 96 Arten allein, Mauritius nach meiner Zählung 190.

Literaturverzeichniß.

Alboff, N. 1. Contributions à la Flore de la Transcaucasie. Bull. de l'herbier Boissier, v. I, 1893, p. 237 seq.

2. Nouvelles contributions à la Flore de la Transcaucasie. Bull. de l'herbier Boissier, v. III, 1895, p. 228 seq.

Amann, J. 1. Woher stammen die Laubmoose der erratischen Blöcke der schweizerischen Hochebene und des Jura. Berichte der schweizerischen botan. Gesellschaft, Heft IV, 1894, p. 19 seq.

Andersson, Gunnar. 1. Die Geschichte der Vegetation Schwedens. Englers botan. Jahrbücher, v. XXII, 1897, p. 433 seq.

2. Das nacheiszeitliche Klima von Schweden und seine Beziehungen zur Florenentwicklung. Berichte der schweizerischen botan. Gesellschaft, Heft XIII, 1903.

3. Der Haselstrauch in Schweden. Englers botan. Jahrbücher, v. XXXIII, 1903, p. 493 seq.

Ascherson, P. u. **Graebener, P.** 1. Synopsis der mitteleuropäischen Flora, Bd. I, 1896—1898.

Askenasy, E. 1. Über die jährliche Periode der Knospen. Botan. Zeitung 1877.

Austen, A. C. 1. On the superficial accumulations of the coasts of the English Channel and the changes they indicate. Quarterly Journal Geological Soc., v. VII, 1851, p. 118 seq.

Baker, J. G. 1. The natural history of Madagascar. Trimens Journal of Botany, new series, v. X, 1881, p. 327 seq.

2. Flora of Mauritius and the Seychelles, 1877.

Balfour, J. B. 1. Botany of Socotra. Transact. Royal Soc. of Edinburgh, v. XXXI, 1888.

Baltzer, A. 1. Beiträge zur Kenntniß der interglacialen Ablagerungen. Neues Jahrbuch für Min., Geol. und Palaeontologie, 1896, Bd. I, pag. 159 seq.

Baron, R. 1. The Flora of Madagascar. Journ. Linn. Soc. Botany, v. XXV, 1890, p. 246 seq.

de Bary, A. 1. Species der Saprolegnieen. Botan. Zeitung, v. 46, 1888, p. 597 seq.

Bauer, M. 1. Beiträge zur Geologie der Seychellen, insbesondere des Laterits. Neues Jahrbuch für Min., Geol. und Palaeontologie, Jahrg. 1898, Bd. II, p. 163 seq.

Baumgartner, G. 1. Das Churfirstengebiet in seinen pflanzengeographischen und wirthschaftlichen Verhältnissen. Jahresbericht der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft, 1901.

Beck von Mannagetta, G. 1. Die Vegetationsverhältnisse der Illyrischen Länder. Engler und Drude, Vegetation der Erde, Bd. IV, 1901.

von Berg. 1. Das Verdrängen der Laubwälder durch die Fichte und Kiefer. 1844.

Berthold, G. 1. Über die Verteilung der Algen im Golf von Neapel. Mittheilungen der zool. Station zu Neapel, Bd. III, Heft IV, 1882.

Blytt, A. 1. Die Theorie der wechselnden continentalen und insularen Klimate. Englers botan. Jahrbücher, v. II, 1882, p. 1 seq.

2. Zur Geschichte der nordeuropäischen, besonders der norwegischen Flora. Englers botan. Jahrbücher, v. XVII, Beiblatt p. 1 seq., 1893.

Bock, H. 1. Kräuterbuch, 1551.

Bonnier, G. 1. Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. Ann. des sciences nat. sér. VII, v. 20, 1895, p. 217 seq.

2. Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrénées. Revue gén. de Botanique, v. VI, 1894, p. 505 seq.

Bonnier et Flahault, Ch. 3. Observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. Ann. des sciences nat. sér. VI, v. VII, 1879, p. 93 seq.

Bonnier, G. 4. Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes. Revue gén. de Botanique, v. VII, 1895, p. 241 seq.

Boodle, L. A. 1. The structure of the leaves of the Bracken (Pteris aquilina) in relation to environment. Linn. soc. Journal Botany, v. XXXV, 1904, p. 659.

Bory de St. Vincent, J. B. M. 1. Voyage dans les quatre îles principales de la mer d'Afrique, 1804.

Brandegee, T. S. 1. Voyage of the Wahlberg (Socorro, Clarion, Guadeloupe etc.) Zoë, v. V, Juli 1900, p. 19; conf. cet. Hemsley Insular Floras II. Science Progress, v. I, 1894.

Brefeld, O. 1. Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, Heft I—XII, 1872—1895.

Bretzl, H. 1. Botanische Forschungen des Alexanderzuges 1902.

Briquet, J. 1. Recherches sur la Flore des montagnes de la Corse et ses origines. Annuaire du Conservatoire et du jardin botanique de Genève 5ième année, 1901.

2. Recherches sur la Flore du district Savoisien et du district jurassique franco-suisse avec aperçus sur les alpes occidentales en général. Englers botan. Jahrbücher, v. XIII, 1891.

3. Les colonies végétales xérothermiques des Alpes lémaniennes. Bull. de la Murithienne, v. XXVIII, 1898/99.

Brown, R. 1. General remarks on the botany of terra australis, 1814. Misc. bot. Works, v. I, 1866, p. 1 seq.; Verm. bot. Schr. übers. von Nees, Bd. I, 1825, p. 1 seq.

2. Observations on the herbarium collected by C. Smith in the Congo, 1818. Misc. bot. Works, v. I, 1866, p. 79 seq.; Verm. bot. Schr. übers. von Nees, Bd. I, 1825, p. 167 seq.

Burgerstein, A. 1. Über die Transpirationsgröße von Pflanzen feuchter Tropengebiete. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, v. XV, 1897.

de Candolle, Alph. Pyr. 1. Géographie botanique raisonnée, 1855.

2. Mémoires et souvenirs de Aug. Pyr. de Candolle, 1862.

de Candolle, Aug. Pyr. 1. Géographie agricole et botanique; Dictionnaire raisonné et universel d'agriculture, v. VI, 1809.

2. Essai élémentaire de géographie botanique; Dictionnaire des sciences naturelles, v. XVIII, 1829.

3. Physiologie végétale, 1832. Ich citire nach der Übersetzung von Röper, 1835.

Chatin, Ad. 1. Le châtaignier; étude sur les terrains qui conviennent à sa culture. Bulletin soc. botan. de France, v. XVII, 1870, p. 194.

Cheeseman, Th. F. 1. The Flora of Rarotonga, the chief island of the Cook group. Transact. Linn. Society, Botany, v. VI, 1903, p. 261 seq.

Chodat, R. 1. Remarques de géographie botanique relatives aux plantes récoltées dans les vallées de Bagne et de la Viège, et au Simplon. Bulletin de la soc. botan. de France, v. XXXXI, 1894, Session extraordinaire, CCLXXVIII.

Chodat, R. et **Pampanini, R.** 1. Sur la distribution des plantes des Alpes austro-orientales et plus particulièrement d'un choix de plantes des Alpes Cadoriques et Vénitiennes; Globe, Organe de la soc. de géographie de Genève, v. XLI, 1902.

Christ, H. 1. Das Pflanzenleben der Schweiz, 2. Aufl., 1882.

2. Über die Pflanzendecke des Juragebirgs, 1868.

3. Über die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der Europäischen Alpenkette. Neue Denkschr. der allgem. Schweizer Gesellschaft für die ges. Naturw., Bd. XXII, 1867.

4. Vegetation und Flora der Canarischen Inseln. Englers Jahrb., v. VI, 1885, p. 458 seq.

5. Beiträge zur Cryptogamenflora der Schweiz, v. I, Heft II, die Farnkräuter, 1900.

Chun, C. 1. Aus den Tiefen des Weltmeeres, 1900.

Clusius, C. 1. Rariorum plantarum historia, 1601.

Contejean, Ch. 1. Géographie botanique; influence du terrain sur la végétation, 1881.

Correns, C. 1. Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Arten. Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie, v. I, 1904, p. 27 seq.

2. Zur Physiologie der Ranken. Bot. Zeitung, LIV, 1896, p. 1 seq.

Cosson, E. 1. Catalogue des plantes recueillies dans les îles de Madère et de Porto Santo; Bull. soc. botan. de France, v. XV, 1868.

Costantin, J. 1. Accommodation des plantes aux climats froid et chaud. Bull. Scientifique de la France et de la Belgique, v. XXXI, 1897.

Curtel, G. 1. Recherches physiologiques sur la transpiration et l'assimilation chlorophylliennes pendant les nuits Norvègiennes. Revue générale de Botan., v. II, 1890, p. 7 seq.

Darwin, Ch. 1. Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustand der Domestication übers. von Carus, 1868.

2. Die Bildung der Ackererde durch die Thätigkeit der Würmer mit Beobachtungen über deren Lebensweise übersetzt von V. Carus, 1882.

Delage, Y. 1. La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale, 1895.

Detto, C. 1. Die Theorie der directen Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Descendenzproblem, 1904.

Drake del Castillo, E. 1. Flore de la Polynésie française, 1893.

2. Remarques sur la flore de la Polynésie, 1890.

Drude, O. 1. Handbuch der Pflanzengeographie, 1890.

2. Die Standortsverhältnisse von Carex humilis bei Dresden als Beitrag zur Frage der Bodenstetigkeit. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, v. V, 1887. p. 286 seq.

3. Deutschlands Pflanzengeographie I, 1890.

Duchesne, A. N. 1. Histoire naturelle des Fraisiers, 1766.

Dusén, P. 1. Über die tertiäre Flora der Magellansländer. A. Nordenskjölds wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen Expedition nach den Magellansländern, 1895—1897, Bd. I, Heft I, p. 87 seq.

2. Über die Vegetation der Feuerländischen Inselgruppe. Englers Jahrbücher, v. XXIV, 1898.

Duval-Jouve, J. 1. Histotaxie des feuilles des Graminées. Ann. sciences nat. sér. VI, v. I, 1875, p. 294 seq.

2. Brief an M. de Schoenefeld 14. Nov. 1864. Bull. soc. botan. de France, v. XI, 1864, p. 265.

3. Note sur une localité française du Pilularia minuta. Bulletin de la soc. botan. de France, v. XVI, 1869, p. 210.

Eisen, G. 1. The fig, its history, culture and curing. United states Department of Agriculture. Bulletin n. 9, 1901.

2. Biological studies on figs, caprifigs and caprification. Proceedings Californian Academy ser. II, v. V, 1896.

Engler, Adolf. 1. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode, 1879 und 1882.

2. Über die neueren Fortschritte der Pflanzengeographie (seit 1899). Englers Jahrbücher, v. XXX, Litteraturbericht, 1902.

3. Über die Familie der Lactoridaceen. Englers Jahrbücher, v. VIII, 1887, p. 53 seq.

4. Über das Verhalten einiger polymorphen Pflanzentypen bei ihrem Übergang in die afrikanischen Hochgebirge. Festschrift zur Feier des 70. Geburtstages Prof. Dr. P. Aschersons, 1904, p. 552 seq.

5. Die Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten 100 Jahren. Humboldt-Centenarschrift der Ges. für Erdkunde zu Berlin, 1899.

6. Über die Hochgebirgsflora des tropischen Afrika. Abhandl. der Berliner Akademie für 1891, 1892.

7. Die Pflanzenwelt Ostafrikas und der Nachbargebiete. Theil A. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in Deutsch-Ostafrika und den Nachbargebieten. Deutsch-Ostafrika, Bd. V, 1895.

Engler, Arnold. 1. Über Verbreitung, Standortsansprüche und Geschichte der Castanea vesca Gärtn., mit besonderer Berücksichtigung der Schweiz. Berichte der schweizerischen botan. Ges., Heft XI, 1901, p. 23 seq.

Eschenhagen, F. 1. Über den Einfluß von Lösungen verschiedener Concentration auf das Wachsthum der Schimmelpilze, 1889.

von Ettingshausen, C. 1. Über Castanea vesca und ihre vorweltliche Stammart. Sitzber. der Akad. zu Wien, v. LXV, 1872, p. 147 seq.

Falkenberg, P. 1. Die Meeresalgen des Golfes von Neapel. Mittheil. der zool. Station zu Neapel, Bd. I, Heft II, 1878.

Falsan, A. 1. La période glaciaire étudiée principalement en France et en Suisse, 1889.

Filet, G. J. 1. Plantkundig Woordenboek voor Nederlandsch Indië ed. II, 1888.

Fischer, A. 1. Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Pringheims Jahrbücher, v. XXII. 1890.

Fischer, E. 1. In A. Baltzer, Beiträge zur Interglacialzeit auf der Südseite der Alpen. Mitth. der Naturforsch.-Ges. zu Bern, 1891, p. 86.

von Fischer Benzon, R. 1. Die Moore der Provinz Schleswig-Holstein. Abhandl. des Naturw. Vereins zu Hamburg, Bd. XI, 1891.

2. Untersuchungen über die Torfmoore der Provinz Schleswig-Holstein. Berichte der Deutchen botan. Gesellschaft, v. VII, 1889, p. 378 seq.

Fliche, P. 1. Recherches chimiques et physiologiques sur la famille des Ericinées. Revue des eaux et forêts 10. Nov. 1889. Referat im Bull. de la soc. botan. de France, v. XXXVII, 1890, p. 107.

2. Étude paléontologique sur les tufs quaternaires de Resson. Bulletin de la soc. géologique de la France sér. III, v. XII, 1883/84, p. 6 seq.

Fliche, P. et Grandeau, L. 1. De l'influence de la composition chimique du sol sur la végétation du Pin maritime (Pinus Pinaster Soland.). Ann. de chimie et de physique ser. IV, v. XXIX, 1873, p. 383 seq.

2. De l'influence de la composition chimique du sol sur la végétation du Châtaignier. Ann. de chimie et de physique ser. V, v. II, 1874, p. 354 seq.

3. Recherches chimiques sur les Papilionacées ligneuses. Ann. de chimie et de physique ser. V, v. XVIII, 1879, p. 258 seq.

4. Recherches chimiques et physiologiques sur la Bruyère commune (Calluna vulgaris). Ann. des sciences agronomiques de Nancy 1885. Referat im Bulletin de la soc. bot. de France, XXXVI, 1885, Lit. p. 78 seq.

Foëx, G. 1. Sur les causes de la chlorose chez l'Herbemont. Ann. de l'école d'Agriculture de Montpellier, v. II, 1886, p. 162 seq.

Forbes, E. 1. On the connexion between the distribution of the existing Fauna and Flora of the British Isles, with the geological changes which have affected their area especially during the northern drift. Memoirs Geol. Survey of England, v. I, 1846.

Franchet, A. 1. Observations sur le groupe des Leontopodium. Bull. Soc. botan. de France, v. XXXI, 1892, p. 126 seq.

Frank, B. 1. Ursprung und Schicksale der Salpetersäure in der Pflanze. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, v. V, 1887.

Frech, F. 1. Studien über das Klima der geologischen Vergangenheit. Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin, 1902, p. 611 seq.

Fries, E. 1. Corpus Florarum provincialium Sueciae, 1835.

Fritsch, K. 1. Über einige Orobusarten und ihre geographische Verbreitung. Sitzungsberichte der K. Akademie d. Wiss. zu Wien, math. natur. Cl., v. 104, 1895, p. 479 seq.

Früh, J. und **Schröter, C.** 1. Die Moore der Schweiz mit Berücksichtigung der gesammten Moorfrage. Beitr. zur Geologie der Schweiz, geotechnische Serie, III. Lief., 1904.

Geikie, A. 1. The great ice age and its relation to the antiquity of man. ed. II, 1877.

Geinitz, E. 1. Die Einheitlichkeit der quartären Eiszeit. Neues Jahrbuch für Min., Geol. und Palaeontologie, Beilageband XVI, 1903, p. 1 seq.

2. Das Quartär Nordeuropas. Lethaea geognostica, herausgegeben von F. Frech, Theil III, Bd. II, 1903.

Gerndt, L. 1. Gliederung der deutschen Flora mit besonderer Berücksichtigung Sachsens. I. Achter Jahresbericht der Realschule zu Zwickau, 1876. II. Neunter Jahresbericht dieser Schule, 1877.

Godron, D, A. 1. Florula Juvenalis. Mémoires de l'Acad. de Stanislas de Nancy, 1853.

Goebel, K. 1. Morphologische und biologische Studien I. Über epiphytische Farne und Muscineen. Ann. du jardin de Buitenzorg, v. VII, 1887.

2. Pflanzenbiologische Schilderungen I, 1889, II, 1891.

3. Morphologische und biologische Studien II. Zur Keimungsgeschichte einiger Farne. Ann. du jardiu de Buitenzorg, v. VII, 1887, p. 74 seq.

Goeppert, H. R. 1. Skizzen zur Kenntniß der Urwälder Schlesiens und Böhmens. Nov. Act. Nat. Cur., v. XXXIV, 1868.

Gomont, M. 1. Sur la végétation de quelques sources d'eau douce sousmarines de la Seine inférieure. Bull. de la soc. botan. de France, v. LI, 1904, p. 36 seq.

Graebener, P. 1. Die Heide Norddeutschlands. Engler und Drude, Die Vegetation der Erde, v. V, 1901.

Gray, Asa. 1. Diagnostic characters of new species of phaenogamous plants collected in Japan by Charles Wright. American Acad. Memoirs new. Ser. VI, 1859, p. 379 seq.

2. Géographie et archéologie forestière de l'Amérique du Nord. Ann. des sciences nat. ser. VI, v. VII, 1879, p. 126 seq.

3. Plants of United States and Europe. Jourual of Botany, new Ser. I, v. II, 1873, p. 173.

Grenier, Ch. 1. Florula Massiliensis advena. Mém. de la Soc. d'émulation du Doubs ser. III, v. II, 1857, p. 392 seq. Referat in Bull. Soc. botan. de France, v. IV, 1857.

Grisebach, A. 1. Die Vegetation der Erde, 1872.

Haberlandt, G. 1. Über die Größe der Transpiration im feuchten Tropenklima. Pringsheims Jahrbücher, Bd. XXXI, 1897.

2. Physiologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl., 1896.

Hartz, J. D. 1. Dulichium spathaceum im dänischen Interglacialmoor. Meddelelser fra Dansk geologisk Förening, 1904. Nicht im Original eingesehen.

Heer, O. 1. Über die nivale Flora der Schweiz. Neue Denkschr. der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die ges. Naturwiss., Bd. XXIX, 1885.

2. Die Urwelt der Schweiz, ed. 2, 1879.

3. Über die fossilen Pflanzen von St. Jorge in Madeira. Neue Denkschr. der schweizerischen naturforschenden Gesellschaft, v. XV, 1855.

4. Flora fossilis arctica, v. I—VII, 1868—1883.

Heer, O. et **Gaudin, Ch.** 1. Recherches sur le climat et la végétation du pays tertiaire, 1861.

Heinricher, E. 1. Kritisches zur Systematik der Gattung Alectorolophus. Pringsheims Jahrbücher, v. XXXVIII, 1903, p. 667 seq.

Hellwig, F. 1. Über den Ursprung der Ackerunkräuter und der Ruderalflora Deutschlands. Englers Jahrb., v. VII, 1886, p. 343 seq.

Hemsley, W. B. 1. Report on the scientific results of the voyage of H. M. Challenger during the years 1873—1876. Botany, v. I, 1885.

2. Flora of the Tongan islands. Journ. Linn. Soc., Bot., v. XXX, 1894, p. 157 seq.

Hildebrandt, M. 1. Eiszeiten der Erde, ihre Dauer, ihre Ursachen, 1901.

Hilgard, E. W. 1. Über den Einfluß des Klimas auf die Bildung und Zusammensetzung des Bodens. Wollny, Forschungen auf dem Gebiet der Agriculturphysik, v. XVI, 1893, p. 82 seq.

Hillebrand, F. W. 1. Flora of the Hawaiian islands, 1888.

Hoffmann, H. 1. Culturversuche. Botan. Zeitung, v. 33, 1875, p. 628.

2. Untersuchungen zur Klima- und Bodenkunde, mit Rücksicht auf die Vegetation. Botan. Zeitung, v. XXIII, 1865, Beilage.

Hooker, J. D. 1. The botany of the antarctic voyage of H. M. ships Erebus and Terror. I. Flora antarctica, 1844—1847, II. Flora Novae Zeelandiae, 1853—1855, III. Flora Tasmaniae, 1860.

2. Outlines of the distribution of arctic plants. Transact. Linn. Soc., v. XXIII, 1862, p. 251 seq.

3. On the vegetation of the Galapagos Archipelago as compared with that of some other tropical islands of the continent of America. Linnean Transact., v. XX. 1847, p. 235—262.

von Humboldt, A. 1. Essai sur la géographie des plantes, 1805.

2. Sur les lois que l'on observe dans la distribution des formes végétales, 1820. (Dict. des sc. nat., v. XVIII, p. 422—436.)

Jaennicke, W. 1. Die Sandflora von Mainz. Flora, v. 72, 1889, p. 93.

Jakowatz, A. 1. Die Arten der Gattung Gentiana sect. Thylacites und ihr entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang. Sitzungsber. der K. K. Acad. zu Wien, math. natw. Cl., Bd. 108, Abth. I, 1899.

Jerosch, M. Ch. 1. Geschichte und Herkunft der Schweizerischen Alpenpflanzen, 1903.

Johannsen, W. 1. Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien, 1903.

Johow, F. 1. Estudios sobre la flora de las islas de Iuan Fernandez, 1896.

Jordan, A. 1. De l'origine des diverses variétés ou espèces d'arbres fruitiers, 1853.

2. Mémoire sur l'Aegilops triticoides et sur les questions d'hybridité, de variabilité spécifique. Ann. des sc. nat. ser. IV, v. IV, 1855, p. 295 seq.

Jost, L. 1. Ein Beitrag zur Kenntniß der Athmungsorgane der Pflanzen. Botanische Zeitung, v. XLV, 1887, p. 601 seq.

2. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1904.

Jouan, H. 1. Note sur les îles basses et les récifs de corail du grand océan. Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg, v. VII, 1859, p. 148 seq.

Julianus. 1. Juliani imperatoris Misopogon 8. Französische Übersetzung von Tourlet, v. II, 1821, p. 374.

Karpinski, A. 1. Übersicht der physico-geographischen Verhältnisse des Europäischen Rußlands während der verflossenen geologischen Perioden. Beiträge zur Kenntniß des Russischen Reichs und der angrenzenden Länder Asiens. Dritte Folge, Bd. IV, 1888, p. 145 seq.

Keilhack, K. 1. Zugehörigkeit der Gattung Folliculites zu der lebenden Hydrocharidee Stratiotes. Zeitschr. der deutschen geol. Ges., v. XXXXVIII, 1896, p. 987.

2. Die Norddeutsche Diluvialflora. Botan. Centralblatt, v. XXVI, 1886, p. 53.

Keller, C. 1. Humusbildung und Bodencultur unter dem Einfluß thierischer Thätigkeit, 1887. Separatdruck aus C. Keller, Reisebilder aus Ostafrika und Madagascar.

von Kerner, A. 1. Pflanzenleben, 1887.

2. Studien über die Flora der Diluvialzeit in den östlichen Alpen. Sitzber. der K. K. Acad. zu Wien, v. 97, 1888.

3. Über das sporadische Vorkommen sog. Schieferpflanzen im Kalkgebirge. Verhandl. der zool. botan. Ges. zu Wien, v. XIII, 1863, p. 245 seq.

Kihlman, A. O. 1. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland, 1890.

Klebs, G. 1. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896.

2. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze III. Pringsheims Jahrbücher, v. XXXV, 1900.

Klein, L. 1. Über die Ursachen der ausschließlichen nächtlichen Sporenbildung von Botrytis cinerea. Botan. Ztg., v. XLIII, 1885, p. 6 seq.

Klinge, J. 1. Das Wandern der Fichte, Picea excelsa. Baltische Wochenschrift für Landwirthschaft, Gewerbefleiß und Handel in Dorpat. 1892, n. 20 und 21.

Kölliker, A. 1. Über die Darwinsche Schöpfungstheorie. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XIV, 1864, p. 174 seq.

Köppen, W. 1. Wärme und Pflanzenwachsthum. Bulletin de la soc. des Nat. de Moscou, vol. 93, 1871, p. 41 seq.

Korschinsky, S. 1. Heterogenesis und Evolution. Ein Beitrag zur Theorie der Entstehung der Arten. Flora, Bd. 89, 1901, p. 240 seq.

2. Über die Entstehung und das Schicksal der Eichenwälder im mittleren Rußland. Englers Jahrb., v. XIII, 1891, p. 471 seq.

Krasan, F. 1. Die Erdwärme als pflanzengeographischer Factor. Englers Jahrbücher, Bd. II, 1882, p. 185 seq.

Krause, E. H. L. 1. Die salzigen Gefilde. Englers Jahrbücher, v. 17, 1893, Beiblatt p. 21.

Kronfeld, M. 1. Über die biologischen Verhältnisse der Aconitumblüthe. Englers Jahrbücher, v. XI, 1890, p. 1 seq.

de Lamarck, J. 1. Philosophie zoologique, 1809.

Lecoq, H. 1. Études sur la géographie botanique de l'Europe et en particulier sur la végétation du plateau central de la France, 1854—58.

Lemberg, J. 1. Über Silicatumwandlungen. Zeitschr. der deutschen geolog. Gesellschaft, v. XXVIII, 1876, p. 519 seq.

Lesage, P. 1. Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. Revue générale de botanique, v. II, 1890, p. 55.

Liebscher, G. 1. Die Erscheinungen der Vererbung bei einem Kreuzungsprodukt zweier Varietäten von Hordeum sativum. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. XXIII, 1889, p. 215 seq.

Link, H. F. 1. Florae Göttingensis specimen sistens vegetabilia saxo calcareo propria, 1789.

von Linné, C. 1. Philosophia botanica, 1751.

2. Genera plantarum ed. VI, 1764.

3. Classes plantarum. Fundamentum botanicorum pars II, 1738.

Lloyd, J. 1. Une plante nouvelle pour la Flore de France (Ilysanthes gratioloides). Bull. soc. bot. France, v. XV, 1868, p. 155.

Loew, E. 1. Über Perioden und Wege ehemaliger Pflanzenwanderungen im norddeutschen Tieflande. Linnaea, v. XLII, 1878/79, p. 511 seq.

Lothelier, A. 1. Recherches sur les plantes à piquants. Revue gén. de Botan., vol. V, 1895, p. 480 seq.

Lowe, R. T. 1. A manual Flora of Madera, 1868.

Lürssen, Chr. 1. Die Farnpflanzen. Rabenhorsts Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, Bd. III, 1889.

Malaguti, F. J., et Durocher, J. 1. Sur la répartition des éléments inorganiques dans les principales familles du règne végétal. Ann. de chimie et de physique ser. III, v. LIV, 1858, p. 257 seq.; auch Ann. des science nat. ser. IV, v. IX, 1858, p. 222.

Martins, Ch. 1. Sur l'origine paléontologique des arbres, arbustes et abrisseaux du midi de la France sensibles au froid dans les hivers rigoureux. Mém. de l'Acad. des sciences de Montpellier, v. IX, 1877, p. 87 seq.

2. Observations sur l'origine glaciaire des tourbières du Jura Neufchâtelois et de la végétation spéciale qui les caractérise. Bull. soc. botan. de France, v. XVIII, 1871, p. 406 seq.

Mayer, A. 1. Lehrbuch der Agriculturchemie, Bd. II, Abth. I, Die Bodenkunde, ed. III, 1886, ed IV, 1895.

Melliß, J. Ch. 1. St. Helena, a physical, historical and topographical description of the island, 1875.

Meyen, F. J. F. 1. Grundzüge der Pflanzengeographie, 1836.

Mez, C. 1. Physiologische Bromeliaceenstudien; 1. Die Wasseröconomie der extrem atmosphärischen Tillandsien. Pringsheims Jahrbücher, v. XL, 1904, p. 157 seq.

von Mohl, H. 1. Über den Einfluß des Bodens auf die Vertheilung der Alpenpflanzen. Vermischte Schriften, 1845, p. 393 seq.

Moll, J. W. 1. Die Mutationstheorie. Biolog. Centralbl., v. XXI, 1901, XXII, 1902 und XXIV, 1904.

Mouillefarine, H. 1. Le Chimaphila maculata Pursh aux environs de Paris. Bull. Soc. botan. de France ser. IV, v. II, 1902, p. 281.

2. Une nouvelle localité du Viola cornuta. Bull. Soc. botan. de France, ser. IV, v. II, 1902, p. 107.

More, A. G. 1. Recent additions to the Flora of Ireland. Trimen, Journ. of Botany, v. XI, 1873, p. 142 seq.

Müller, P. E. 1. Studien über die natürlichen Humusformen und deren Einwirkung auf Vegetation und Boden. Deutsche Edition, 1887.

von Nägeli, C. 1. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, 1884.

2. Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, ed II, 1865.

3. Über den Einfluß der äußeren Verhältnisse auf die Varietätenbildung im Pflanzenreich. Sitzber. der Münchener Akademie, 18. Nov. 1865 (botan. Mittheilungen, v. II, p. 103).

4. Über die Bedingungen des Vorkommens von Arten und Varietäten innerhalb ihres Verbreitungsbezirkes. Sitzber. der Münchener Akademie, 15. Decbr. 1865 (botan. Mittheilungen, v. II, p. 159 seq.).

5. Die oligodynamischen Erscheinungen. 1893.

6. Akademische Vorträge II, Die Individualität in der Natur. Monatsschrift des wissenschaftl. Vereins in Zürich, 1856.

Nansen, Fr. 1. Auf Schneeschuhen durch Grönland. Übersetzt von Mann, 1891.

Nathorst, A. G. 1. Kritische Bemerkungen über die Geschichte der Vegetation Grönlands. Englers botan. Jahrbücher, Bd. XIV, 1892, p. 183 seq.

2. Beiträge der Polarforschung zur Pflanzengeographie der Vorzeit. Nordenskjöld, Studien und Forschungen, veranlaßt durch meine Reisen im hohen Norden. Deutsche Ausgabe, 1885, p. 221 seq.

3. Über den gegenwärtigen Standpunkt unserer Kenntnis von dem Vorkommen fossiler Glacialpflanzen. Bihang till K. Svenska Vetenskaps Akad. Handlingar, v. XVII, afd. III, n. 5, 1892.

4. Die Entdeckung einer fossilen Glacialflora in Sachsen am äußersten Rand des nordischen Diluviums. Öfversigt af K. Vetenskaps Akad. Förhandlingar, 1894, n. 10.

Nehring, A. 1. Über Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit mit besonderer Berücksichtigung ihrer Fauna, 1890.

Neumayr, M. 1. Erdgeschichte, 1887.

Noll, F. 1. Über die Cultur von Meeresalgen in Aquarien. Flora, v. 75, 1892, p. 281 seq.

Nordenskjöld, A. E. 1. Über die geologische Bedeutung des Herabfallens kosmischer Stoffe auf die Erde. Nordenskjöld, Studien und Forschungen, veranlaßt durch meine Reisen im hohen Norden. Deutsche Ausgabe, 1885, p. 123 seq.

Nordenskjöld, O., Andersson, G., Larsen, C. A., Skottsberg, C. 1. Antarctic. Zwei Jahre im Schnee und Eis am Südpol. Übersetzt von M. Mann, 1904.

Nordhausen, M. 1. Über Sonnen- und Schattenblätter. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, v. XXI, 1903, p. 30 seq.

Oltmanns, F. 1. Über die Cultur und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Pringsheims Jahrbücher, v. XXIII, 1892, p. 349 seq.

Penck, A. und **Brückner, E.** 1. Die Alpen im Eiszeitalter, 1901.

Penzig, O. 1. Die Fortschritte der Flora des Krakatau. Annales du jardin de Buitenzorg ser. II, v. III, 1902, p. 92 seq.

Plate, L. 1. Über die Bedeutung des Darwinschen Selectionsprincips und Probleme der Artbildung. 2. Edition, 1903.

Pollini, C. Irrthümlich citirt, die Verweisung bezieht sich auf Pona, J. Descriptio montis Baldi. Anhang an Clusius Rariorum plantarum historia, 1601.

Ramann, E. 1. Organogene Ablagerungen der Jetztzeit. Neues Jahrbuch für Min. Geol. und Palaeontologie, Beilageband X, 1895/96, p. 119 seq.

2. Forstliche Bodenkunde und Standortslehre, 1893.

Reinecke, F. 1. Flora der Samoa-Inseln. Englers botan. Jahrb., v. XXIII, 1897, p. 237 seq. und v. XXV, 1898, p. 578 seq.

Reinke, J. 1. Algenflora der westlichen Ostsee deutschen Antheils. Sechster Bericht der Commission zur Untersuchung der deutschen Meere in Kiel, 1889.

2. Philosophie der Botanik. Natur- und Kulturphilosophische Bibliothek I, 1905.

Renault, B. 1. Bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac. Fasc. IV, Flore fossile II, 1896. (Etude des gîtes minéraux de la France.)

von Richthofen, F. 1. China, Bd. I, 1877.

Riley, C. V. 1. The Yucca moth and Yucca pollinisation. Missouri botan. Gardens third annual Report, 1892, p. 99 seq.

Robinson, B. L. 1. Flora of the Galapagos Islands. Proceedings American Academy of arts and sc., v. XXXVIII, 1902, p. 77 seq.

Rosenberg, O. 1. Über die Transpiration der Halophyten. Öfversigt Kongl. Svenska Vetenskaps Akad. Förhandlingar, 1897, p. 531 seq.

Roux, Cl. 1. Traité des rapports des plantes avec le sol. Montpellier, 1900.

Sachs, J. 1. Geschichte der Botanik, 1875.

Sadebeck, R. 1. Über die Generationsweise fortgesetzten Aussaaten und Culturen der Serpentinformen der Farngattung Asplenium. Berichte über die Sitzungen der Gesellschaft für Botanik in Hamburg, Heft III, 1887.

de Saporta, G. 1. Le monde des plantes avant l'apparition de l'homme, 1879.

Sauer, F. 1. Catalogus plantarum Canariensium, 1880.

Schenck, H. 1. Über das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe, bei Sumpfpflanzen. Pringsheims Jahrb., v. XX, 1889, p. 526 seq.

Schimper, A. F. W. 1. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, 1898.

2. Die Indomalayische Strandflora. Botan. Mitth. aus den Tropen, III, 1891.

3. Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen. Botan. Mitth. aus den Tropen, I, 1888.

4. Die epiphytische Vegetation Amerikas. Botan. Mitth. aus den Tropen, II, 1888.

Schouw, F. 1. Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie, 1823

Schröter, C. 1. Contribution à l'étude des variétés du Trapa natans. Archives des sc. phys. et nat., ser. IV, v. VIII, 1899.

Schulz, A. 1. Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgang der Tertiärzeit, 1894.

2. Entwicklungsgeschichte der phanerogamen Pflanzendecke des Saalebezirks, 1898.

3. Entwicklungsgeschichte der phanerogamen Pflanzendecke Mitteleuropas nördlich der Alpen. Kirchhoff, Forschungen zur deutschen Landes- und Volkskunde, Bd. XI, Heft V, 1899, p. 233 seq.

4. Über die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke der skandinavischen Halbinsel und der benachbarten Schwedischen und Norwegischen Inseln. Abh. der Natforsch. Ges. zu Halle, Bd. XXII, 1900.

5. Die Verbreitung der halophilen Phanerogamen in Mitteleuropa nördlich der Alpen. Kirchhoff, Forschungen zur deutschen Landes- und Volkskunde, Bd. XIII, Heft IV, 1901, p. 273 seq.

6. Über die Entwicklung der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke Mitteldeutschlands. Ber. der deutschen botan. Ges., v. XX, 1902, p. 54 seq.

7. Studien über die phanerogame Flora und Pflanzendecke des Saalebezirks. I die Wanderungen der Phanerogamen im Saalebezirk seit dem Ausgang der letzten kalten Periode, 1902.

8. Die halophilen Phanerogamen Mitteldeutschlands. Zeitschr. für Naturwissenschaften, Bd. 75, 1903, p. 257 seq.

9. Die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke der schwäbischen Alp. Englers botan. Jahrb., Bd. XXXII, 1903, p. 633 seq.

10. Über Briquets xerothermische Periode. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, v. XXII, 1904, p. 235 seq.

11. Die Wandlungen des Klimas, der Flora, der Fauna und der Bevölkerung der Alpen vom Beginne der letzten Eiszeit bis zur jüngeren Steinzeit. Zeitschr. für Naturwissensch., Bd. 77, 1904.

12. Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke der Schweiz. Beihefte zum botan. Centralblatt, Bd. XVII, 1904, p. 157 seq.

Seemann, B. 1. Flora vitiensis, 1865—1873.

Sendtner, O. 1. Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns, 1854.

Sernander, R. 1. Die Einwanderung der Fichte in Skandinavien. Englers botan. Jahrb., v. XV, 1893, p. 1 seq.

Sievers, W., und **Kükenthal, W.** 1. Australien, Oceanien und Polarländer, 1902.

Graf zu Solms-Laubach, H. 1. Cruciferenstudien II. Über die Arten des Genus Aethionema, die Schließfrüchte hervorbringen. Botan. Ztg., v. LIX, 1901, p. 61 seq.

2. Cruciferenstudien I. Capsella Heegeri Solms, eine neu entstandene Form der deutschen Flora. Botan. Ztg., LVIII, 1900, I, p. 167 seq.

Spalding, V. M. 1. Biological relations of certain desert shrubs I. The Creosote Bush in its relation to water supply. Botan. Gazette, v. XXXVIII, 1904, p. 122 seq.

Stahl, E. 1. Regenfall und Blattgestalt. Annales du jardin de Buitenzorg, v. XI, 1893, p. 98 seq.

2. Über bunte Laubblätter. Ann. du jardin de Buitenzorg, v. XIII, 1896, p. 137 seq.

3. Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XVI, 1883.

4. Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Ztg., v. LII, 1894, p. 117 seq.

Stange, B. 1. Beziehungen zwischen Substratconcentration, Turgor und Wachsthum bei einigen phanerogamen Pflanzen. Botan. Ztg., v. L, 1892, p. 253 seq.

Steenstrup, J. 1. Törvemosernes Bidrag til kundskab om Danmarks forhistoriske Natur og Kultur, 1888. Original nicht eingesehen.

2. Geognostisk, geologisk undersögelse af Skovmoserne vidnesdom og Lillemose i de nordlige Sjelland ledsaget af sammenlignende Bemaerkninger hentide fra Danmarks skov-kjaer-og Lyngmoser almindelighed. Mém. de la soc. de Copenhague, 1841. Im Original nicht eingesehen.

von Sterneck, J. 1. Beitrag zur Kenntniß der Gattung Alectorolophus. Österr. botan. Zeitschr., Jahrgang 1895, p. 1 seq.

Théveneau, A. 1. Rapport sur l'herborisation dirigée par lui, le 3 juin aux garrigues de Prègnes et à Roquehaute. Bull. de la soc. botan. de France, v. IX, 1862, p. 573.

2. Rapport sur l'herborisation dirigée par lui le 4 juin à Agde aux mares de Rigaud. Bull. de la soc. botan. de France, v. IX, 1862, p. 608.

Thurmann, J. 1. Essai de phytostatique appliqué à la chaîne du Jura et aux contrées voisines, 1849.

Trelease, W. 1. Botanical observations on the Azores. Missouri botan. Garden Report, v. VIII, 1897, p. 77 seq.

Treub, M. 1. Notice sur la nouvelle flore de Krakatau. Ann. du jardin botan. de Buitenzorg, v. VII, 1888.

2. Sur les urnes du Dischidia Rafflesiana. Ann. du jardin botan. de Buitenzorg, v. III, 1883, p. 13 seq.

Tschirch, A. 1. Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. Pringsheims Jahrb., v. XIII, 1882, p. 544 seq.

Uexküll Gyllenband, M. 1. Phylogenie der Blüthenformen und der Geschlechtervertheilung bei den Compositen. Luerssen, Bibliotheca botanica, Heft 52, 1901.

Unger, F. 1. Über den Einfluß des Bodens auf die Vertheilung der Gewächse, nachgewiesen in der Vegetation des nordöstlichen Tirol, 1836.

2. Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt, 1852.

3. Geologie der europäischen Waldbäume I und II, 1869 und 1870.

Urban, J. 1. Studien über die Scrophulariaceengattungen: Ilysanthes, Bonnaya, Vandellia und Lindernia. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, v. VII, 1884, p. 429 seq.

Vallot, J. 1. Recherches physico-chimiques sur la terre végétale, 1883.

2. Rapport sur la course au mail Henri IV. et sur la distribution géographique des plantes aux environs de Fontainebleau. Bull. de la soc. botan. de France, v. XXVIII, 1881, p. LXIII seq.

van Tieghem, Ph. 1. De la fermentation butyrique à l'époque de la houille. Comptes rendus de l'Institut, v. 139, 1879.

Vaupell, Chr. 1. L'invasion du hêtre dans les forêts du Danemark. Ann. des sciences nat. ser. IV, t. VII, 1857, p. 55 seq.

2. Erläuternde Bemerkungen zum Referat in der botan. Ztg., 1858, p. 137 über die Abhandlung wegen Einwanderung der Buchen in die dänischen Wälder. Flora, v. XLII, 1859, p. 465 seq.

3. Danmarks Skove, 1862. Das dänisch geschriebene Original mir unzugänglich, ich citire nur auf freundliche Mittheilungen Warmings hin.

Voechting, H. 1. Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen. Pringsheims Jahrb., v. XXV, 1893, p. 149 seq.

Vogler, P. 1. Über die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. Flora, v. 89, 1901, p. 1 seq.

Volkens, G. 1. Die Vegetation der Karolinen, mit besonderer Berücksichtigung der von Yap. Englers botan. Jahrb., v. XXXI, 1901, p. 412 seq.

2. Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, 1887.

de Vries, H. 1. Die Mutationstheorie, 1901.

Wahlenberg, G. 1. Flora Lapponica, 1812.

2. Flora Carpathorum principalium, 1814.

Wallace, A. R. 1. Island life or the phenomena and causes of insular Faunas and Floras etc., 1880.

2. On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. Journ. Linn. Soc., v. III, zool., 1859.

Warburg, O. 1. Die Muskatnuß, ihre Geschichte, Botanik, Cultur, Handel und Verwerthung, 1897.

Warming, E. 1. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Deutsche Ausgabe von E. Knoblauch, 1896.

2. Über Grönlands Vegetation. Englers botan. Jahrbücher, v. X, 1889, p. 364 seq.

Watson, H. C. 1. Botany of the Azores in Godman Natural history of the Azores or Western Islands, 1870.

Webb, Ph. B. et **Berthelot, S.** 1. Histoire naturelle des îles Canaries, v. III, p. II. Phytographia Canariensis, 1836—1850.

Weber, C. A. 1. Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoors von Augstumal im Memeldelta, 1902.

2. Über die diluviale Flora von Fahrenkrug in Holstein. Englers botan. Jahrbücher, v. XVIII, 1894, Beibl. p. 1 seq.

3. Über 2 Torflager im Bett des Nordostseecanals bei Grünenthal. Neues Jahrbuch für Mineralogie, 1891, v. II.

4. Zur Kritik interglacialer Pflanzenablagerungen. Abh. d. Naturw. Vereins zu Bremen, 1896, p. 483.

5. Über die diluviale Vegetation von Klinge in Brandenburg und über ihre Herkunft. Englers botan. Jahrbücher, v. XVII, 1893, Beibl. p. 1.

6. Über die Moore mit besonderer Berücksichtigung der zwischen Unterweser und Unterelbe liegenden. Jahresbericht der Männer vom Morgenstern, Heimathbund an Elb- und Wesermündung, 1899, Heft 3.

7. Versuch eines Überblicks über die Vegetation der Diluvialzeit der mittleren Regionen Europas. Naturw. Wochenschrift, 1900.

8. Über die Erhaltung von Mooren und Heiden Norddeutschlands im Naturzustande sowie über die Wiederherstellung von Naturwäldern. Abh. des Naturw. Vereins zu Bremen, Bd. XV, 1901, p. 263 seq.

9. Über die fossile Flora von Honerdingen und das Nordwestdeutsche Diluvium. Abh. des Naturw. Vereins zu Bremen, v. XIII, 1896.

10. Über eine frühdiluviale und vorglaciale Flora bei Lüneburg. Abh. der K. Preußischen Geolog. Landesanstalt. Neue Folge, Heft XL, 1904.

11. Versuch eines Überblicks über die Vegetation der Diluvialzeit in den mittleren Regionen Europas. Annuaire géol. et minéralog. de la Russie par Krichtafowitsch, v. V. livr. VI, 1902.

12. Über Torf, Humus und Moor. Abh. des Naturw. Vereins zu Bremen, Bd. XVII, Heft II, 1903, p. 465 seq.

13. Über ein Moortorflager der postglacialen Föhrenzeit am Seestrande der Rostocker Heide. Archiv des Vereins der Freunde der Naturgeschichte in Meklenburg, v. 58, 1904. Mit E. Geinitz.

14. Die Litorina- und Praelitorinabildungen der Kieler Föhrde. Englers botan. Jahrbücher, v. XXXV, 1904, p. 1 seq.

15. Über ältere Flußschotter bei Bad Oeynhausen und Alfeld und eine über ihnen abgelagerte Vegetationsschicht. Mit G. Müller. Jahrb. der K. Preuß. Geolog. Landesanstalt, Bd. XXIII, 1902, p. 360 seq.

16. Über ein neues interglaciales Torflager. Mit W. Koert, Jahrb. der Kgl. Preuß. geol. Landesanstalt, v. XX, 1899, p. 1 seq.

17. Über eine Omorikaähnliche Fichte aus einer dem älteren Quartär Sachsens angehörenden Moorbildung. Englers botan. Jahrb., v. XXIV, 1898, p. 510 seq.

18. Über ein Torflager im älteren Diluvium des sächsischen Erzgebirges. Mit R. Beck, Zeitschr. der deutschen Geol. Ges., Jahrgang 1897, p. 662 seq.

Weberbauer, A. 1. Über die fossilen Nymphaeaceengattungen Holopleura Casp. und Cratopleura Weber und ihre Beziehungen zu der recenten Gattung Brasenia. Berichte der deutschen botan. Ges., Bd. XI, 1893, p. 366 seq.

von Wettstein, R. 1. Der Saisondimorphismus als Ausgangspunkt neuer Arten im Pflanzenreich. Berichte der deutschen botan. Ges., v. XIII, 1895, p. 303.

2. Descendenztheoretische Untersuchungen I. Unters. über den Saisondimorphismus im Pflanzenreich. Denkschr. der K. K. Akademie zu Wien math. natw. Cl., Bd. 70, 1900.

3. Die Europäischen Arten der Gattung Gentiana aus der Section Endotricha und ihr entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang. Denkschr. der K. K. Academie zu Wien math. natw. Cl., Bd. 64, 1896.

4. Über das Vorkommen von Trochobryum carniolicum in Südserbien. Österreichische botan. Zeitschr., 1890, n. 4.

5. Die fossile Flora der Höttinger Breccie. Denkschr. der K. K. Academie der Wiss. zu Wien, v. LIX, 1892.

Wiesner, J. 1. Photometrische Untersuchungen auf Pflanzenphysiologischem Gebiet I. Sitzber. der K. K. Academie zu Wien, v. 102, 1893.

2. Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg. Sitzber. der K. K. Academie zu Wien, Bd. 104, 1895.

3. Untersuchungen über den Einfluß des Lichts und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanzen. Sitzber. der K. K. Academie der Wiss. zu Wien, Bd. 74, 1876.

4. Über den vorherrschend ombrophilen Charakter des Laubes der Tropengewächse. Sitzber. der K. K. Academie zu Wien, Bd. 103, 1894.

5. Über die Ruheperiode und über einige Keimungsbedingungen der Samen von Viscum album. Ber. der deutschen botan. Ges., v. XV, 1897, p. 503 seq.

Willdenow, C. L. 1. Grundriß der Kräuterkunde zu Vorlesungen entworfen, ed. I, 1792; ed. II, 1798; ed. IV, 1805.

Wille, N. 1. Mittheilungen über einige von C. E. Borchgrevingk auf dem antarctischen Festland gesammelte Pflanzen. Nyt. Mag. f. Naturvidenskab, Bd. 40, Heft III, 1902.

Willkomm, M. 1. Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der Iberischen Halbinsel. Engler und Drude, Vegetation der Erde, Bd. I, 1896.

Winogradsky, S. 1. Über Schwefelbakterien. Botan. Ztg., v. XLV, 1887, p. 545 seq.

Wollny, E. 1. Die Zersetzung der organischen Stoffe und die Humusbildungen, 1897.

Zeiller, R. 1. Éléments de Paléobotanique, 1900.

Register der Pflanzen- und Thiernamen.

Register der geographischen Ortsbezeichnungen.

Druck von Friedrich Stollberg in Merseburg.